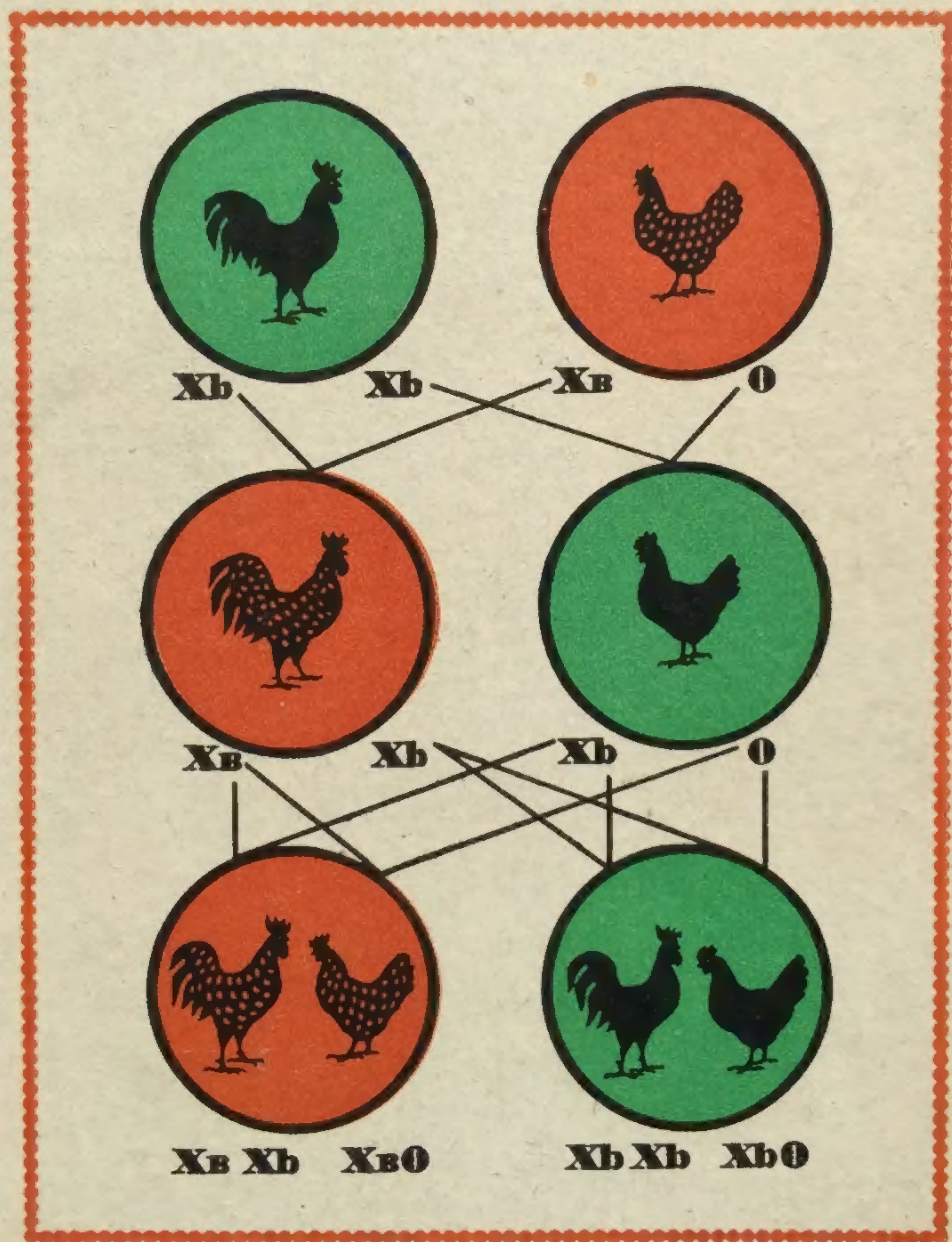


А.А. ПОЛЯНИЧКИН

Популяционная генетика в птицеводстве



А. А. ПОЛЯНИЧКИН

Кандидат сельскохозяйственных наук

Популяционная генетика в птицеводстве

*Под редакцией
профессора С. И. БОГОЛЮБСКОГО*



Москва „Колос“ 1980

ББК 46.8-3

П54

УДК 636.5.082.12

Поляничкин А. А.

П 54 Популяционная генетика в птицеводстве / Под ред. С. И. Боголюбского. — М.: Колос, 1980. — 271 с., ил.

В книге обобщены современные достижения отечественной и зарубежной науки в области генетики и селекции птицы. Изложены основные вопросы по выведению новых и совершенствованию существующих линий и кроссов птицы. Освещены статистическая генетика популяций, наследование хозяйственно-полезных признаков, прогнозирование продуктивности птицы, взаимодействие генотипа и среды для практики птицеводства.

Рассчитана на научных работников, а также она может быть полезна селекционерам и зооинженерам.

40707—152

П 035(01)—80 БЗ—14—31—80. 3804020600

ББК 46.8-3
636.5

© Издательство «Колос», 1980

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
ОСНОВЫ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИИ . .	5
Биноминальное распределение	6
Нормальное распределение	8
Средняя арифметическая	10
Мода	13
Медиана	14
Лимиты	16
Среднее квадратическое отклонение	18
Биологическая изменчивость	22
Природа биологической изменчивости	22
Комбинационная изменчивость	23
Корреляционная изменчивость	23
Модификационная изменчивость	24
Мутационная изменчивость	25
Методы изучения изменчивости	27
Коэффициент вариации	29
Совместная изменчивость между признаками	30
Коэффициент корреляции	31
Коэффициент фенотипической корреляции для малых вы- борок	31
Коэффициент фенотипической корреляции для больших вы- борок (корреляционная решетка)	33
Частные коэффициенты корреляции	36
Генетические корреляции	37
Регрессия. Коэффициент регрессии	39
Принципы оценки точности статистических величин	40
Ошибка средней	40
Сравнение средних величин	42
Оценка точности коэффициента корреляции и регрессии	44
Основы дисперсионного анализа	45
Типы дисперсионных комплексов	47
Способы уменьшения объема вычислительных работ	49
Анализ однофакторных дисперсионных комплексов	50
Сравнение частных средних дисперсионного комплекса	55
Двухфакторный дисперсионный анализ	56

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДОВАНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННО-ПОЛЕЗНЫХ ПРИЗНАКОВ

Менделевские законы наследования	62
Доминантный и рецессивный признак	62
Моногибридное наследование	64
Дигибридное наследование	65
Тригибридное наследование	69
Примеры расщепления, отклоняющегося от нормального	72
Генетические факторы, определяющие наследование количественных признаков	73
Наследование количественных признаков, связанное с полимерными, или множественными, генами	76
Непрерывная изменчивость, определяемая полимерными генами	76
Различные случаи полимерии	78
Наследование признаков, сцепленных с полом	80
Ограниченные полом признаки	84
Генетическое равновесие популяции при свободном скрещивании и отсутствии отбора. Закон Харди—Вайнберга	88
Нарушение генетического равновесия популяции, вызываемое отбором, мутациями и отклонениями от панмиксии	89
Определение генных частот	94
Способы выражения и определения наследуемости	96
Дисперсионный анализ наследуемости	98
Вычисление коэффициента наследуемости по иерархическому комплексу по сумме квадратов	101
Вычисление показателя наследуемости по иерархическому комплексу с разложением среднего квадрата	104
Связь между показателем наследуемости и генетической и фенотипической корреляциями	109
Повторяемость. Оценка коэффициента повторяемости	112
Влияние коэффициента наследуемости на интенсивность отбора	113
	116
ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС	119
Теоретические основы инбредной депрессии	119
Влияние инбридинга и скрещивания на генотип потомства	121
Возрастание гомозиготности при инбридинге	123
Определение коэффициента инбридинга	125
Определение коэффициента генетического сходства	127
Гибридная мощь	129
Теоретическое объяснение эффекта гетерозиса	131
Теория доминантности	132
Теория облигатной гетерозиготности	134
Теория сверхдоминирования, или моногибридного гетерозиса	135
Эугетерозис, или истинный гетерозис. Избыточный гетерозис	138
МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ НА ГЕТЕРОЗИС	140
Выведение инбредных линий	142
Топкросс	144
Периодическая селекция	146
Реципрокная периодическая селекция	147

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ . . . 151

Генетическая сущность комбинационной способности . . . 151

Оценка общей и специфической комбинационной способности
линий кур в системе диаллельных скрещиваний . . . 153

Оценка комбинационной способности линий одинакового на-
правления селекции . . . 154

Оценка комбинационной способности линий кур разного на-
правления селекции . . . 177

Оценка общей комбинационной способности линии кур мето-
дом топкросса . . . 188

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛЕМЕННОЙ
ЦЕННОСТИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ** . . . 193

Способы определения племенной ценности . . . 193

Методы отбора производителей по фенотипу . . . 198

Эффективность методов оценки племенной ценности произво-
дителей по фенотипу родственников . . . 212

Оценка производителей по качеству потомства . . . 217

Методы оценки производителей по качеству потомства . . . 220

Племенная препотентность производителей . . . 232

Генетическая сущность препотентности . . . 232

Оценка препотентности производителей . . . 233

**РОЛЬ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОТОПА И СРЕДЫ
ДЛЯ ПРАКТИКИ ПТИЦЕВОДСТВА**

Взаимодействие генотип — среда у сельскохозяйственных птиц . . . 233

Приспособительные реакции организма птиц к факторам внеш-
ней среды . . . 245

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ . . . 252

Связь популяционной генетики и селекции . . . 252

Прогнозирование эффективности селекции методом популя-
ционной генетики . . . 259

Приложения . . . 261

Указатель литературы . . . 266

ПРЕДИСЛОВИЕ

Партия и правительство наметили комплекс мер по увеличению производства продуктов животноводства, в том числе продуктов птицеводства — яиц и птичьего мяса. Большой вклад при этом должна внести наука. В постановлении ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему повышению эффективности сельскохозяйственной науки и укреплению ее связей с производством» (1976 г.) указано на повышение качества научных исследований и на улучшение организации внедрения достижений науки и передового опыта. В нем, в частности, сказано: «Расширить работы по совершенствованию существующих и усилить исследования по выведению новых специализированных высокопродуктивных пород, породных групп, линий и гибридов животных и птицы для разведения и содержания в условиях промышленной технологии».

Совершенствование продуктивных и племенных качеств, создание новых пород, линий и гибридов, всех видов сельскохозяйственной птицы в основном определяется селекционной работой.

Для успешного проведения племенной работы птицеводы нашей страны располагают значительным генофондом сельскохозяйственной птицы. Значительно возросла продуктивность птицы. Яйценоскость яичных кур лучших линий и кроссов составляет 230—270 яиц и более за год, цыплята-бройлеры при убое имеют живую массу в пределах 2 кг, бройлеры-индюшата в возрасте 90—120 дней — 4,5—5 кг, а мясные утята к 7-недельному возрасту достигают живой массы 3,5 кг.

Дальнейшее повышение эффективности селекционной работы в птицеводстве в значительной мере определяется уровнем генетических исследований и разработкой

теоретических основ племенного дела. При этом надо иметь в виду, что племенная работа эффективна только в том случае, если она осуществляется в комплексе с оптимальными для данного вида и направления продуктивности птицы условиями кормления и содержания.

Поскольку количественные признаки имеют полигенный характер наследования, то наименее разработан вопрос определения общей роли генотипа в развитии признака и роли аддитивной изменчивости. Эту важнейшую для практики племенного дела задачу можно решить на базе учения о популяциях, так как генетическую характеристику отдельной особи получают в основном путем сопоставления показателей ее продуктивности со средней популяции.

Популяционная генетика позволила уточнить знания о наследовании количественных признаков, дала возможность использовать методы статистического анализа данных селекционного учета. Однако до настоящего времени в практике селекции (в основном при ее планировании, оптимизации и прогнозе эффекта отбора в последующих поколениях) мало применяется анализ таких параметров, как наследуемость, повторяемость признаков, варианты комбинационной способности. Это обусловлено не только сложностью их расчетов, но и отсутствием в специальной литературе по птицеводству достаточно полного руководства по применению генетико-статистических параметров, а также многопланового освещения проблем популяционной генетики.

Предлагаемая книга содержит системный подход к освещению роли популяционной генетики в разработке и реализации селекционных программ по птицеводству.

ОСН

Селекция

главным образом
ния — метод
новая задача
туру не отде
этим под по
определенны
других совок
жающихся п
этой совокуп
стадо какой-
фической зон
водческого хо

Популяци
таких совокуп
статистики. Г
анализироват
при различны
вать влияние
продуктивных
данными об
но-полезных
онный процес
ной работы.

В отличие
как специальн
тических мето
на которых мо
полученный в
борки. Дальнейше

ОСНОВЫ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Селекция сельскохозяйственных птиц развивается главным образом на основе отбора, подбора и скрещивания — методов, изучаемых популяционной генетикой, основная задача которой — установить генетическую структуру не отдельных особей, а их совокупности. В связи с этим под популяцией понимают совокупность особей с определенными общими свойствами, отличающихся от других совокупностей генотипическим составом и размножающихся путем внутригруппового спаривания членов этой совокупности. Поэтому популяцией можно считать стадо какой-либо породы птиц в определенной географической зоне или заводскую линию конкретного птицеводческого хозяйства.

Популяционная генетика изучает генетический состав таких совокупностей с помощью методов математической статистики. Генетико-математические методы позволяют анализировать процессы, происходящие в популяциях при различных формах отбора и скрещиваниях, оценивать влияние генотипа и среды на развитие признаков и продуктивных качеств птиц. Пользуясь генетическими данными об изменчивости и наследуемости хозяйственно-полезных признаков, можно моделировать селекционный процесс и прогнозировать эффективность племенной работы.

В отличие от классического определения популяции как специальной совокупности особей в генетико-математических методах под популяцией понимают группу птиц, на которых можно распространить статистический вывод, полученный в результате исследования ее части — выборки.

Дальнейшее изложение основ генетики популяций целесообразнее начать с определения некоторых понятий.

БИНОМИНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Статистические утверждения, полученные в генетических исследованиях, справедливы только с определенной вероятностью. Обычно вероятность определяют следующим образом: если из n равноценных возможностей определенное событие наступает в a случаях, то вероятность этого события составляет a/n . Сумма вероятностей наступления данного события всегда равна 1, а отношение a/n называется относительной частотой этого события.

При рассмотрении, например, яичной продуктивности кур можно установить, что значение этого признака у отдельных несушек разнообразное — от 200 до 270 яиц. Такие признаки, наблюдаемые значения которых являются переменными случайными величинами, называются случайными переменными. Переменная величина (случайная или нет) считается *определенной*, если указано множество всех ее значений. Если совокупность значений заданной переменной имеет конечное число значений, то такая переменная называется *дискретной*. Если переменная величина принимает значение в одном или нескольких непрерывных интервалах, то она называется *непрерывной*. В соответствии с этим говорят о дискретных и непрерывных признаках. Дискретные признаки, как правило, определяют подсчетом, непрерывные — измерениями. Примерами дискретных признаков может служить яйценоскость, непрерывных — промеры тела птицы.

Значения дискретной переменной характеризуются всегда тем, что определенный признак x у изучаемой особи наблюдается с вероятностью, равной p , или не наблюдается, вероятность чего равна q . Если исследуют несколько групп птиц, например n , то возможны следующие случаи: изучаемый признак x не наблюдается ни у одной особи (0 раз), у одной (1 раз), у двух (2 раза) и т. д., наконец, у всех исследованных птиц (n раз). Каждый случай характеризуется определенной вероятностью. Например, исследуют потомство 100 кур, от каждой из которых получено по 8 цыплят. Предположим, что вероятность рождения петушка такова же, как и курочки, то есть равна $1/2$. При этом может вывестись 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 петушков, хотя 0 и 8 менее вероятно, чем 3 и 4. Определим вероятность, что p цыплят будут петушками, тогда $n - p$ цыплят будут курочками. Запишем все возможные случаи вывода курочек и петушков.

8♂ 7♂1♀ 6♂2♀ 5♂3♀ 4♂4♀ 3♂5♀ 2♂ 6♀ 1♂7♀ 8♀
 1/256 8/256 28/256 56/256 70/256 56/256 28/256 8/256 1/256

Подобное распределение называется *биномиальным*. Вероятности биномиального распределения получают путем разложения бинома $\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right)^n$ или для общих случаев $(p + q)^n$, где p — вероятность одного, а q — вероятность другого изучаемого признака; n — число событий (в данном примере число цыплят, полученных от каждой несушки).

Коэффициент биномиального распределения в приведенном примере получают из так называемого треугольника Паскаля, в котором каждый коэффициент представляет собой сумму двух лежащих над ним коэффициентов. При получении от каждой несушки 8 цыплят треугольник имеет следующий вид:

Степень (n)	Возможное распределение цыплят по полу								
0					1				
1					1		1		
2				1		2		1	
3			1		3		3		1
4		1		4		6		4	1
5		1	5		10		10	5	1
6		1	6	15		20	15	6	1
7	1	7	21	35		35	21	7	1
8	1	8	28	56	70	56	28	8	1

Увеличение числа пар генов, обуславливающих развитие определенного полимерного признака (обычно количественного), приводит к уменьшению влияния каждого нового гена на развитие селекционируемого признака и к возрастанию числа ожидаемых генотипов. Чаще всего будут встречаться в линии или породе птицы, имеющие среднее значение признака (яйценоскость, живую массу, массу яиц) и меньше всего — с отклонениями в большую или меньшую сторону.

Распределение количественных признаков по формуле бинома имеет закономерный характер только в том случае, если на количественный признак оказывают влияние полимерные гены, усиливающие развитие признаков в гомозиготном состоянии, или облигатно гетерозиготные гены при отсутствии доминирования. К тому же на развитие всех количественных признаков, помимо наследственных факторов, большое влияние оказывают усло-

вия внешней среды, в которых развивается организм. Поэтому следует понимать, что изменчивость количественных признаков создается в результате взаимодействия генотипа и внешней среды.

НОРМАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Изучение изменчивости хозяйственно-полезных признаков сельскохозяйственных птиц в неотселекционированных популяциях показало, что в большинстве случаев мы имеем дело с так называемым *нормальным распределением*.

Нормальное распределение играет важную роль при статистической обработке результатов наблюдений и поэтому часто используется для приближенного описания ошибок измерения. В связи с этим это распределение иногда называют *распределением ошибок Гаусса*.

Кривая нормального распределения изображена на рисунке 1.

Получают ее следующим образом. По горизонтальной оси системы координат откладывают величины изучаемого признака от наименьшего значения к наибольшему, а по вертикальной оси — от каждой из этих точек соответствующее число случаев, тогда кривая распределения покажет, что наибольшее число случаев относится к точке, близкой к средней величине варьирующего признака, а по обе ее стороны в направлении к наименьшей и наибольшей величине признака число случаев постепенно уменьшается. Для нормального распределения характерно то, что 68,3% отдельных значений располагаются в пределах $\pm 1\sigma$ от средней, 95,5% — в пределах $\pm 2\sigma$, 99,7% — в пределах $\pm 3\sigma$ от среднего.

Мы изучали изменчивость живой массы кур линий пород белый леггорн и русской белой. Кур распределяли на 8 классов с интервалом между классами 0,1 кг. Сравнение полученных результатов с кривой нормального распределения показало, что наблюдаемое распределение было по значению близко к нормальному (в 1σ вошло 66% кур, в 2σ — 93% и в 3σ — 98%).

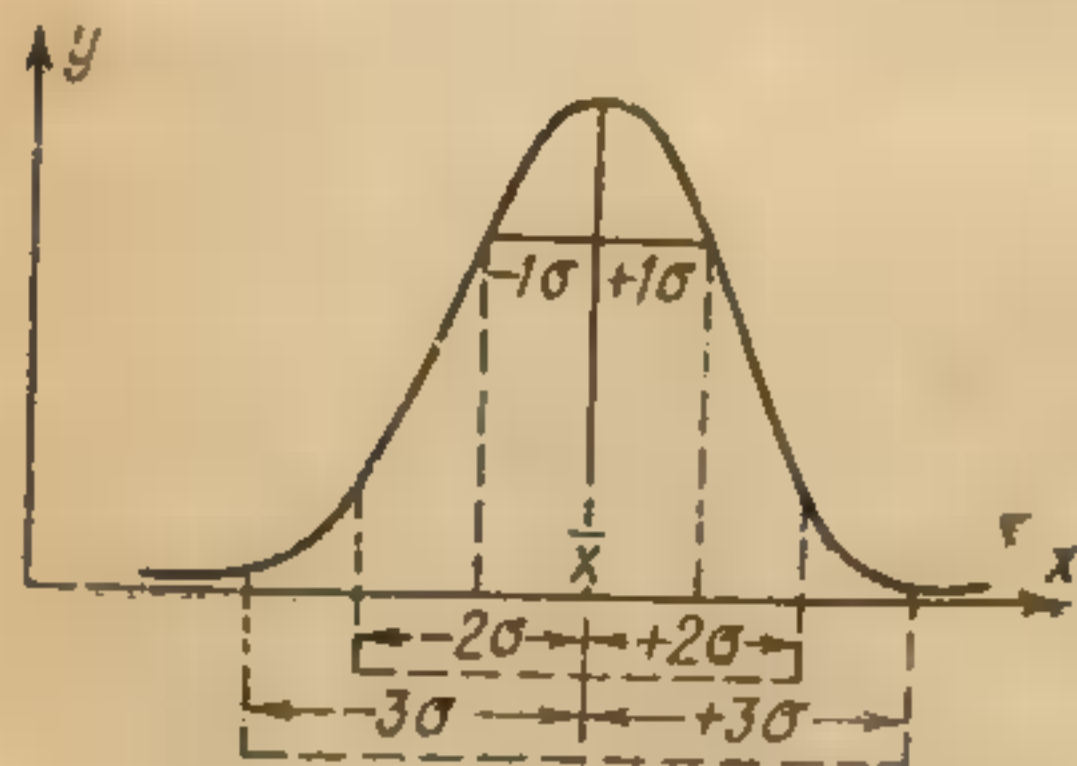


Рис. 1. Кривая нормального распределения.

Возникает вопрос: почему количественные признаки чаще всего имеют нормальное распределение? Это связано с тем, что в процессе своего развития они подвергаются воздействию большого количества внутренних и внешних факторов. Так, степень развития яйценоскости, живой массы, массы яиц определяется, с одной стороны, большим числом генов, присущих данной популяции, а с другой — условиями внешней среды (кормлением, содержанием, микроклиматом и др.). Следовательно, на развитие каждого признака действует сумма независимых или слабозависимых факторов. Теория вероятности как раз и доказывает тот факт, что формирующийся признак в организме чаще всего встречается с взаимодействием тех и других факторов, вследствие чего крайние отклонения, возникающие в результате действия только наследственных или только внешних условий, бывают редко. Средние или близкие к средним по своим показателям отклонения, получающиеся в результате взаимодействия всех факторов, встречаются значительно чаще. Поэтому изучаемая порода или линия птиц имеет, как правило, больше всего особей со средними или близкими к ним показателями продуктивности, и чем дальше от средних, тем таких птиц меньше.

В практике кривые выборочных распределений не всегда совпадают с кривыми нормального распределения, тогда в качестве отклонения могут быть асимметрия, эксцесс и двухвершинные кривые. Иногда отдельные признаки отклоняются от симметричного распределения, что приводит к *асимметричным кривым* со смещением вершин влево или вправо.

В некоторых случаях кривые вариационных рядов получаются островершинными, с резким преобладанием вариант в средних классах — так называемый *эксцесс*. Противоположны эксцессу *низко- и многовершинные кривые*. Низковершинные кривые получаются в тех случаях, когда число вариант в средних классах меньше, чем при нормальном распределении. Когда же число вариант в средних классах значительно меньше, чем в отклоняющихся от средних, получается двухвершинная, а иногда и многовершинная кривая. Кривые такого типа характерны для выборок из двух разных пород или для особей, выращенных в разных условиях. В связи с этим при изучении изменчивости признаков продуктивности следует избегать смешивания животных разных групп.

Причины появления асимметрии и эксцесса различны: неоднородность условий развития отобранных для изучения птиц и уровень реакции организма на эти условия, наследственные различия особей. Поэтому окончательные выводы о природе отклонений можно сделать только на основании генетического анализа.

Большинство методов математической статистики, используемых при анализе изменчивости хозяйственно-полезных признаков сельскохозяйственных птиц, построено на закономерности нормального распределения. Однако любая кривая распределения отражает лишь общую картину изменчивости особей изучаемой совокупности. Для более глубокой характеристики изменчивости признаков у отдельных особей и всей популяции используют специальные величины.

СРЕДНЯЯ АРИФМЕТИЧЕСКАЯ

Основной показатель, характеризующий величину признака всей статистической совокупности, обозначается греческой буквой μ . Средняя арифметическая представляет собой как бы точку равновесия варьирующего признака; отклонения от которой вправо или влево взаимно уравниваются. Средняя арифметическая показывает, какую величину признака имели бы животные данной совокупности, если бы он был у всех одинакового значения.

Величины признаков отдельных птиц обозначают буквой x с индексом, обозначающим порядковый номер их, то есть $x_1, x_2, x_3, \dots, x_i, \dots, x_n$. В таком случае говорят о значении первого, второго, третьего, i -того и n -ого измерения, при этом n означает число всех случаев.

Среднюю арифметическую для выборки обозначают \bar{x} . Как правило, она не совпадает по значению со средней для целой популяции. Это связано с тем, что средняя арифметическая для выборки вычислена на основании изучения определенного числа птиц. При взятии нескольких выборок, даже из одной и той же популяции, получают хотя и близкие по значению к ранее вычисленной средней арифметической величины, но все же другие. Поэтому возникает необходимость в вычислении ошибки средней арифметической, которая является фактически стандартным отклонением средней арифметической. Остановимся на методике вычисления упомянутых величин с

помощью двух существующих методов биометрической обработки результатов наблюдений: метода малых выборок при числе наблюдений менее 30 и метода больших выборок. Принципиальные различия этих методов заключаются в разных способах определения достоверности получаемых статистических параметров, а также в том, что для большого числа наблюдений составляют вариационные ряды, для малого числа наблюдений все данные используют непосредственно ■ биометрических расчетах.

Среднюю арифметическую для малых выборок определяют по формуле: $\bar{x} = \frac{\sum x}{n}$, где сумму величин признака делят на число особей.

Пример. Требуется определить среднюю живую массу дочерей курицы № 5240 ($n=7$), тогда

$$\bar{x} = \frac{1,8 + 2,1 + 1,7 + 1,9 + 1,8 + 1,9 + 2,0}{7} = \frac{13,2}{7} = 1,89 \text{ кг.}$$

В данном примере сумма живой массы всех дочерей равна 13,2 кг, число дочерей — 7, средняя живая масса — 1,89 кг.

По приведенной формуле можно вычислить среднюю арифметическую для групп любой численности, если имеется вычислительная техника. Если ее нет, то при большом числе дат применяют обходной путь получения средних величин на основании построения вариационного ряда с использованием условной средней по формуле:

$$\bar{x} = A + k \frac{\sum fa}{n},$$

где A — условная средняя; a — отклонение порядкового номера каждого класса от класса, в котором находится условная средняя; f — число вариантов в классе; k — величина классового промежутка; n — число наблюдений.

При составлении вариационных рядов следует учитывать тип признаков. При прерывистой изменчивости отдельные случаи прерывистых признаков (число голов, яиц и т. п.) сами по себе могут служить и классами. При непрерывной изменчивости, когда признаки могут быть выражены любым дробным числом (живая масса, масса яиц, промеры тела), имеют дело с самыми разнообразными величинами, определенными с разной точностью, которые редко повторяются. В этом случае используют классовые интервалы.

В основе этого метода лежит математическое положение, что сумма отклонений от средней арифметической всегда равна нулю; если же сумма отклонений получена от условной средней, то она будет больше или меньше на величину, отличающую условную среднюю от средней арифметической.

ТАБЛИЦА 2
Вычисление средней арифметической живой массы кур породы белый леггорн

Классы кур по живой массе (кг) (x)	Число кур (f)	Отклонение (a)	fa	
1,51—1,60	3	—3	—9	$A \frac{1,81 + 1,90}{2} = 1,86 \text{ кг}$ $k = 0,1 \text{ кг}$ $n = 98 \text{ голов}$ $\Sigma fa = 10$
1,61—1,70	11	—2	—22	
1,71—1,80	21	—1	—21	
1,81—1,90	25	0	0	
1,91—2,00	20	1	20	$\bar{x} = 1,85 + 0,1 \cdot \frac{10}{98} = 1,85 +$ $+ 0,1 \cdot 0,1 = 1,86 \text{ кг}$
2,01—2,10	13	2	26	
2,11—2,20	4	3	12	
2,21—2,30	1	4	4	

$$n = 98 \quad \Sigma fa = -52 + 62 = 10.$$

Для упрощения расчетов за условную среднюю лучше принимать центральное значение вариационного ряда, находящегося в середине ряда или включающего наибольшее число дат. Так, в приведенном расчете (табл. 1) средней живой массы кур в качестве условной средней величины принято центральное значение класса — $(1,81 + 1,90) : 2 = 1,86$ кг, включающего наибольшее число кур.

Следует отметить, что средняя живая масса кур, вычисленная методом больших выборок, оказалась равной 1,86 кг, а методом малых выборок, по одному и тому же поголовью кур, — 1,93 кг, то есть разница в 0,06 кг. В связи с этим можно сделать вывод, что средняя арифметическая, вычисленная с помощью вариационного ряда, менее точна, так как при составлении вариационного ряда в классы объединяется определенное число наблюдений с разницей в классовой интервал. В результате полученные данные теряют свою индивидуальность и приравниваются к средним данным класса. Поэтому все

генетические на-
чается распреде-
формулам без со-
щью современной
Использован
но-племенной ра-
стадо, линию или
тивности или дру-
Не меньшее э
арифметической
потомства. В эти
селекционируемо
вей) оцениваемого
ней арифметическ
рей, сверстниц, по
тических позволяе
продуктивности
производителя на
этого, средние ари
телям родителей
для выявления ха
признаков, что поз
лении.
Кроме средней
еще две близкие к
ну (M_e).
Модой называю
личину варьирую
и качественного. Н
признаками у кур
цвет оперения, у р
иногда птицы с ды
онных рядах в кач
ший наибольшее ч
ком, равным класс
деляют по следующ
где x_{mo} — значение
вующее началу мо

генетические параметры, кроме расчетов, в которых изучается распределение признаков, лучше вычислять по формулам без составления вариационных рядов с помощью современной вычислительной техники.

Использование средней арифметической в селекционно-племенной работе позволяет характеризовать любое стадо, линию или семейство по уровню средней продуктивности или другому биологическому показателю.

Не меньшее значение имеет использование средней арифметической при оценке производителей по качеству потомства. В этих случаях среднюю арифметическую селекционируемого признака по группе дочерей (сыновей) оцениваемого производителя сопоставляют со средней арифметической этого же признака по группе матерей, сверстниц, по стаду. Сопоставление средних арифметических позволяет вычислить разность между уровнями продуктивности групп и сделать вывод о качестве производителя на основании полученной разности. Кроме этого, средние арифметические, вычисленные по показателям родителей и потомства, могут быть использованы для выявления характера наследования количественных признаков, что позволяет изменять их в нужном направлении.

Кроме средней арифметической, иногда определяют еще две близкие к ней величины — моду (M_o) и медиану (M_e).

МОДА

Модой называют наиболее часто встречающуюся величину варьирующего признака, как количественного, так и качественного. Например, модальными качественными признаками у кур породы белый леггорн будет белый цвет оперения, у род-айланд — красный, но встречаются иногда птицы с дымчатой ■ черной окраской. В вариационных рядах ■ качестве модального будет класс, имеющий наибольшее число особей с варьирующим признаком, равным классовому интервалу. Величину моды определяют по следующей формуле:

$$M_o = x_{m_o} + k \frac{f_1 - f_2}{(2f_2 - f_1 - f_3)},$$

где x_{m_o} — значение варьирующего признака, соответствующее началу модального класса; k — величина класса;

f_1 и f_3 — соответственно частоты классов, предшествующего и следующего за модальным; f_2 — частоты модального класса.

Вычислим величину моды для варьирующего признака, представленного в виде классов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение яйценоскости кур ■ вариационном ряду

Класс по яйценос- кости	200— 210	211— 220	221— 230	231— 240	241— 250	251— 260	261— 270	$k=10$ $l=7$
n	3	7	21	30	20	8	2	$\Sigma n = 91$

В качестве модального взят класс, имеющий наибольшую частоту изучаемого признака: $n=30$ при $x_{Mo}=231$, $f_1=21$, $f_2=30$, $f_3=20$ и $k=10$, тогда

$$Mo = 231 + 10 \frac{30-21}{(2 \cdot 30 - 21 - 20)} = 231 + 10 \cdot 0,47 = 235,7 \text{ яйца.}$$

Средняя арифметическая для этой выборки составляет 235,3 яйца.

В вариационных рядах, имеющих нормальное распределение или близкое к нему, величины моды и средней арифметической, как правило, совпадают. В асимметричном ряду мода по сравнению со средней арифметической сдвинута, и чем больше асимметрия ряда, тем больше разница между ними, что используется при изучении альтернативных качественных признаков.

МЕДИАНА

Медиана — это величина признака, выше и ниже которой встречается одинаковое число особей, то есть медиана делит вариационный ряд на две части, равные по числу особей. При вычислении медианы для количественных признаков и малом числе наблюдений в качестве медианы служит средний член ранжированного ряда. Например, если составить вариационный ряд для выборки кур с разным числом дочерей, то значения средних \bar{x} , Mo и Me будут найдены следующим образом:

Номера кур	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число дочерей (x)	8	8	8	7	7	6	5	5	4	4
					$\underbrace{\hspace{1cm}}_{Me}$					

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{n} = \frac{62}{10} = 6,2 \text{ головы; } Mo = 8 \text{ голов}$$

$$\text{и } Me = \frac{7+6}{2} = 6,5 \text{ головы.}$$

Если бы ряд имел нечетное число кур, то срединное значение пришлось бы на курицу № 5 с величиной признака, равной 7 дочерям, тогда $Me = 7$ голов.

При большом числе наблюдений величину медианы вычисляют по формуле:

$$Me = x_{Me} + k \frac{S_1 - S_2}{f_{Me}},$$

где x_{Me} — начало класса, в котором находится значение медианы; k — величина класса; S_1 — сумма накопленных частот, соответствующая половине всех наблюдений $\left(\frac{n}{2}\right)$; f_{Me} — частота класса, в котором находится медиана; S_2 — сумма накопленных частот по классам, предшествующим классу, включающему медиану.

Используя вариационный ряд распределения яйценоскости кур предыдущей таблицы, дополнив его строчкой накопленных частот, вычислим медиану (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Вычисление медианы для вариационного ряда яйценоскости кур методом накопленных частот

Класс по яйценоскости	200— 210	211— 220	221— 230	231— 240	241— 250	251— 260	261— 270	$k=10$ $l=7$
n	3	7	21	30	20	8	2	$\Sigma n = 91$
Накопленные частоты (S)	3	10	31	61	81	89	91	

Ряд накопленных частот получают в результате последовательного суммирования частот каждого последующего класса с частотами предыдущих классов, что дает нарастающий итог сумм этих частот. Сумма накопленных частот по всему ряду, полученная в последнем классе, равна общему числу наблюдений в выборке — $S = \Sigma n = 91$.

После составления ряда накопленных частот определяют класс, в котором будет находиться медиана. Таким как правило, является класс, в котором накопленные частоты составляют не менее половины общего объема выборки. В данном примере при $S_1 = \frac{n}{2} = \frac{91}{2} = 45,5$ таким классом будет четвертый класс, где $S = 61$. Начало этого класса дает величину x_{Me} , равную 231 яйцу. Частота этого класса 30. Сумма накопленных частот по всем классам, предшествующим медианному классу, равна $S_2 = 31$, тогда

$$Me = x_{Me} + k \frac{S_1 - S_2}{f_{Me}} =$$

$$= 231 + 10 \frac{45,5 - 31}{30} = 231 + 10 \cdot 0,48 = 235,8 \text{ яйца.}$$

Сравним вычисленные для данной выборки характеристики средних величин: $\bar{x} = 235,3$ яйца, $Mo = 235,7$ и $Me = 235,8$ яйца. Полученные результаты показывают на нормальное распределение частот в вариационном ряду.

На практике медиану чаще используют для характеристики альтернативных признаков, когда в ряду отмечается незамкнутость. Это означает, что крайние классы вариационного ряда не имеют определенной границы, а следовательно исключается возможность вычисления средней арифметической, и тогда в качестве средней может служить медиана.

ЛИМИТЫ

Изучая выборку птиц, можно заметить, что особи, входящие в нее, в большей или меньшей степени отличаются друг от друга по ряду продуктивных признаков. В то же время средняя величина данной выборки характеризует ее в целом одним общим показателем и поэтому не учитывает разнообразия особей по селекционируемому признаку, хотя этот показатель далеко не безразличен селекционеру. Иметь сведения о степени разнообразия исходного материала особенно важно при создании новых пород, линий и кроссов птиц, так как по степени изменчивости хозяйственно-полезных признаков можно определить границы и уровень отбора особей для племенного использования. Чем разнообразнее племенные группы

птиц, тем больше
для отбора и показа
Один из показате
литы, которые мож
бей и признаков пр
линей индивидуаль
находят максима
на у каждой особи
на между ними сос
ности: $lim = x_{max} -$
большой вариации
выборка птиц.

Пример. Предполож
хов по мясным качеств
тата:

Номера петухов
Средняя живая масса
цыплят (г)
Размах изменчивости

Лимиты варьирования

В результате анализ
зерных различий по жи
признака оказалась суш
ности по живой массе и
рования составил 300 г,
зательно, в данной груп
для отбора в направлени

Значение лимита
и анализе данных п
это упрощенный пок
На основании пок
дать вывод о степен
стада птиц по кажд
ление племенной ра
большой зависимо
личением численнос
ются. Другим недос
сравнения изменчив
рядов. Поэтому осно
чисел. Поэтому средн
квадратическое
обозначаемое бу

птиц, тем больше имеется, следовательно, возможностей для отбора и подбора.

Один из показателей разнообразия признаков — лимиты, которые можно определить для любой группы особей и признаков при наличии в хозяйстве первичных записей индивидуального учета продуктивности. Для этого находят максимальные и минимальные значения признака у каждой особи выборки, то есть $x_{\text{макс}}$ и $x_{\text{мин}}$. Разница между ними составляет лимит, или размах изменчивости: $\text{lim} = x_{\text{макс}} - x_{\text{мин}}$. Чем больше эта разница, тем большей вариабельностью характеризуется изучаемая выборка птиц.

Пример. Предположим, проводится сравнительная оценка петухов по мясным качествам потомков. Получены следующие результаты:

Номера петухов	1	2	3	4	5
Средняя живая масса цыплят (г)	1550	1600	1610	1540	1570
Размах изменчивости	1400— 1630	1510— 1680	1580— 1660	1450— 1600	1460— 1760
Лимиты варьирования	230	170	80	150	300

В результате анализа установлено, что петухи не имеют достоверных различий по живой массе потомков. Однако изменчивость признака оказалась существенной. Более высокий размах изменчивости по живой массе имели потомки петуха № 5, где лимит варьирования составил 300 г, при максимальном значении 1760 г. Следовательно, в данной группе потомков имеются большие возможности для отбора в направлении повышения живой массы цыплят.

Значение лимита определяют всегда при обработке и анализе данных племенного учета, несмотря на то, что это упрощенный показатель изменчивости.

На основании данных о величине лимита можно сделать вывод о степени отселекционированности линий или стада птиц по каждому признаку и планировать направление племенной работы. Однако лимиты находятся в большей зависимости от числа особей в выборке. С увеличением численности особей лимиты обычно расширяются. Другим недостатком лимитов является трудность сравнения изменчивости признака двух вариационных рядов. Поэтому основной мерой для суждения о разбросе чисел вокруг среднего значения признака служит среднее квадратическое отклонение (стандартное отклонение), обозначаемое буквой греческого алфавита σ .

СРЕДНЕЕ КВАДРАТИЧЕСКОЕ ОТКЛОНЕНИЕ

В основе среднего квадратического отклонения лежит сопоставление всех индивидуальных значений признака со средней арифметической изучаемой выборки.

Поскольку в выборке всегда имеются значения признака выше и ниже, чем величина средней арифметической, то сумма положительных отклонений $x - \bar{x}$ всегда будет погашаться суммой отрицательных отклонений $x - \bar{x}$ или $\Sigma(x - \bar{x}) = 0$. В связи с этим для измерения изменчивости признака берут отклонение в квадрате, то есть $(x - \bar{x})^2$, тогда сумма не равна нулю и может быть использована как материал для определения изменчивости. Следует иметь в виду, что стандартное отклонение — величина именованная и измеряется в тех же единицах, что и варьирующий признак. Чем больше изменчивость признака, тем больше значение σ . При нормальном распределении дат в ряду и выражении отклонения от среднего в долях сигмы, отклонение по обе стороны от средней арифметической на 1σ охватывает 68,3% особей, на 2σ — 95,5%, на величину от -3σ до $+3\sigma$ — 99,7% особей. За пределами $\pm 3\sigma$ находится только 0,3% всех членов выборки. Общий лимит изменчивости для 99,7% членов выборки укладывается в размере шести стандартных отклонений. Это значит, что при средней яйценоскости кур 250 яиц и $\sigma = \pm 17$ яиц самые низкопродуктивные несушки должны иметь яйценоскость $250 - 17 \times 3 = 199$ яиц, а самые продуктивные — $250 + 17 \times 3 = 301$ яйцо. Следовательно, знак \pm указывает на то, что изменчивость признака выражается отклонениями варьирующего признака в сторону его увеличения от средней арифметической на $+3\sigma$ и в сторону уменьшения на -3σ . Исходя из этого и зная лимит, можно приблизительно вычислить σ , разделив размах изменчивости $x_{\text{макс}} - x_{\text{мин}}$ на 6. Например, при максимальной живой массе кур 2,4 кг и минимальной 1,6 кг абсолютный размах этого признака составит $2,4 - 1,6 = 0,8$ кг, тогда $\sigma = \frac{0,8}{6} = 0,13$ кг.

При таком способе не учитывается объем выборки, что снижает точность расчетов. Поэтому существуют более точные методы определения стандартного отклонения для малых и больших выборок.

Формула стандартного отклонения для малой выборки:

[illegible]

Пример. Определим средние значения 5 породы белый для этого признака.

Вычисление σ яйцено		
Номер яйцено	Яйцено- сть (шт.) (x)	Разность (x - \bar{x})
3503		
3517	24	
	26	1,3
3524		3,3
3534	22	
3576	25	0,7
3583	24	
		2,3
	19	1,3
3522		3,7
3542		
3553	23	
3570	22	
3585	24	0,3
3715	26	
3838	24	0,7
3893	23	1,3
3910	21	3,3
	20	1,3
	17	0,3

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}},$$

где x — каждое отдельное значение признака; \bar{x} — среднее значение; n — число измерений в изучаемой выборке; $n - 1$ — число степеней свободы; Σ — знак суммы. Термин *число степеней свободы* в дальнейшем будет использоваться часто, поэтому коротко объясним его. Предположим, что мы имеем выборку из десяти значений со средним \bar{x} и суммой Σx . В этой выборке справедливо равенство $\Sigma x = n\bar{x}$. Каждое из девяти отдельных наблюдений ($n - 1$) могут принимать любые значения, но десятое значение определяется значением x и девятью другими значениями. Поэтому говорят, что выборка имеет 9 степеней свободы.

Пример. Определим среднюю яйценоскость за месяц гнезда кур линии 5 породы белый леггорн (табл. 4) и степень изменчивости этого признака.

ТАБЛИЦА 4

Вычисление σ яйценоскости кур для малых выборок

Номер курицы	Яйценоскость (шт.) (x)	Разность ($x - \bar{x}$)	$(x - \bar{x})^2$	
3503	24	1,3	1,69	$n = 15$ голов $\Sigma x = 340$ яиц $\bar{x} = \frac{\Sigma x}{n} = \frac{340}{15} = 22,7$ яйца $\Sigma (x - \bar{x})^2 = 91,35$ $\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (x - \bar{x})^2}{n - 1}} =$ $= \sqrt{\frac{91,35}{15 - 1}} = 2,55$ яйца
3517	26	3,3	10,89	
3524	22	0,7	0,49	
3534	25	2,3	5,29	
3576	24	1,3	1,69	
3593	19	3,7	13,69	
3622	23	0,3	0,09	
3642	22	0,7	0,49	
3659	24	1,3	1,69	
3670	26	3,3	10,89	
3685	24	1,3	1,69	
3715	23	0,3	0,09	
3938	21	1,7	2,89	
3993	20	2,7	7,29	
3810	17	5,7	32,49	

Расчеты показывают, что при использовании этого метода определения стандартного отклонения приходится выполнять много вычислительных работ. Поэтому в практической работе для вычисления среднего квадратического отклонения пользуются рабочими формулами, позволяющими упростить расчеты.

Какую рабочую формулу удобнее всего использовать в расчетах, определяют в зависимости от значения данных выборки и имеющейся счетной техники.

Наиболее распространена формула стандартного отклонения:

$$\sigma = \sqrt{\frac{C}{n-1}} = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n-1}}$$

где C — дисперсия или сумма квадратов центральных отклонений. Для вычисления стандартного отклонения по этой формуле требуется только найти сумму квадратов x , то есть $\sum x^2$, и получить сумму вариантов, то есть $\sum x$. Пользуясь данными в предыдущей таблице, получим:

$$\sum x = 340 \text{ яиц};$$

$$\begin{aligned} \sum x^2 &= x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + x_4^2 + \dots + x_n^2 = \\ &= 24^2 + 26^2 + 22^2 + \dots + 17^2 = 7798; \quad n = 15, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{тогда } C &= \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n} = 7798 - \frac{340^2}{15} = \\ &= 7798 - 7706,7 = 91,3 \text{ и} \end{aligned}$$

$$\sigma = \sqrt{\frac{C}{n-1}} = \sqrt{\frac{91,3}{15-1}} = 2,55.$$

Стандартное отклонение, рассчитанное с помощью разных формул, имеет одно и то же значение — 2,55. Практически одинаковые результаты получают и при использовании других формул. Следовательно, можно сделать вывод, что применение той или иной формулы обусловливается лишь техническим удобством расчетов.

Все формулы при этом исходят из одной основной, а именно:

$$\sigma = \sqrt{\frac{C}{n-1}}, \text{ где } C = \sum (x - \bar{x})^2 = \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}.$$

По приведенной формуле можно рассчитывать среднее квадратическое отклонение для выборки любого объема. При наличии вариационного ряда ■ больших популяциях стандартное отклонение можно определить методом произведений. Это значительно экономит затраты времени и труда.

$$\sigma = k \sqrt{\frac{C}{n-1}}, \text{ где } C = \sum fa^2 - \frac{(\sum fa)^2}{n}.$$

Для расчета стандартного отклонения методом произведений воспользуемся данными в таблице 1, в которой $k=0,1$ кг, $n=98$ голов, $\sum fa=10$. Для определения значения $\sum fa^2$ необходимо величину fa каждого класса умножить на a , тогда $\sum fa^2 = (-9 \cdot -3) + (-22 \cdot -2) + \dots + (4 \cdot 4) = 216$. Вычислим стандартное отклонение этого ряда:

$$\sigma = k \sqrt{\frac{\sum fa^2 - \frac{(\sum fa)^2}{n}}{n-1}} = 0,1 \sqrt{\frac{216 - \frac{(10)^2}{98}}{98-1}} = 0,15 \text{ кг.}$$

Для альтернативных (качественных) признаков величину изменчивости определяют с помощью стандартного отклонения, которое может быть выражено в относительных или абсолютных показателях. Формула среднего квадратического отклонения альтернативных признаков

$$\sigma = \sqrt{pq}, \text{ или } \sigma = \sqrt{p(1-p)},$$

где p — доля особей в выборке, имеющих признак; q — доля особей, не имеющих признак.

Пример. При изучении быстроты оперяемости цыплят установлено, что из 100 цыплят 89 имеют быструю оперяемость и 11 — медленную. Найдем доли цыплят от общей выборки с данными признаками:

$$p = \frac{89}{100} = 0,89; \quad q = \frac{11}{100} = 0,11,$$

тогда $\sigma = \sqrt{pq} = \sqrt{0,89 \cdot 0,11} = 0,313$. Эту величину изменчивости можно выразить в процентах — 31,3. Если выражают величину стандартного отклонения ■ абсолютных показателях, то $\sigma = \sqrt{npq}$. Для данного примера будем иметь: $\sigma = \sqrt{100 \cdot 0,89 \cdot 0,11} = 3,2$ головы.

Необходимо отметить, что значение стандартного отклонения для качественных признаков не может быть

больше 0,5, или 50%. Действительно, $p=0,5$ и $q=0,5$, то $\sigma = \sqrt{0,5 \cdot 0,5} = 0,5$; $p = 0,1$ и $q = 0,9$, то $\sigma = \sqrt{0,1 \cdot 0,9} = 0,3$; $p = 0,6$ и $q = 0,4$, то $\sigma = \sqrt{0,4 \cdot 0,6} = 0,49$.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Природа биологической изменчивости

Изменчивость, как неотъемлемое свойство всякого живого существа, представляет собой сложное биологическое явление, зависящее от ряда совершенно различных причин и проявляющееся в несходстве особей не только между представителями разных видов, но и между представителями одного вида или породы. Так, птицы одной линии или породы при общем сходстве отличаются друг от друга по своим признакам или свойствам. Поэтому выявление сущности изменчивости, установление законов, которым она подчиняется,— главная задача науки по разработке эффективных методов получения направленных наследственных изменений с целью создания новых, высокопродуктивных пород птиц.

Рассмотрим изменчивость с точки зрения ее главных причин. Ч. Дарвин впервые разделил изменчивость на два вида — на ненаследственную и наследственную. В этой связи большое значение имеют работы датского генетика В. Иоганнсена, который на основании многолетних опытов пришел к выводу, что отбор действует эффективно только на генетически неоднородный материал. В гомозиготных линиях он не дает результатов, так как ограничивается изменениями, вызываемыми влиянием окружающей среды. При ненаследственной изменчивости обнаруженные различия не наследуются. Этот тип изменчивости называют модификациями. При наследственной изменчивости наблюдаемые отклонения наследуются. Наследственная изменчивость возникает или благодаря новому сочетанию в потомстве наследственных особенностей родителей (в результате рекомбинации генов) или вследствие преобразования наследственного материала, что получило название мутации.

Следовательно, в основе биологической изменчивости лежат воздействие внешней среды, рекомбинация генов и мутации. Кроме того, большое значение имеет корреляционная изменчивость — результат взаимодействия признаков организма в процессе их развития.

На практике определить, к какой категории относится найденное различие, можно только экспериментальным путем. При этом и в наследственной, ■ в ненаследственной изменчивости можно столкнуться с двойственным характером наблюдаемых отклонений, проявляющихся в результате взаимодействия генотипа и внешней среды. Однако надо учитывать, что генотип и внешняя среда оказывают на разные признаки неодинаковое влияние.

Комбинационная изменчивость

Наследственную изменчивость, обусловленную комбинацией и рекомбинацией генов, принято называть *комбинационной изменчивостью*. При данном типе изменчивости сами гены не изменяются, изменяются их сочетания и характер взаимодействия ■ системе генотипов. Однако данный тип наследственной изменчивости следует рассматривать как вторичное явление, а мутационное изменение гена — как первичное. Комбинационная изменчивость наблюдается обычно в потомстве, полученном в результате межлинейного или межпородного скрещивания птиц. Возникает такая изменчивость путем образования новых наследственных комбинаций генов как результат различий в наследственности исходных родительских форм.

Комбинативная изменчивость играет важную роль при создании новых пород, линий и кроссов сельскохозяйственных птиц. Это достигается путем соответствующего подбора пар к спариванию для получения более ценных наследственных сочетаний и исправления в потомстве недостатков одного из родителей положительными качествами другого. Применяя гибридизацию как метод рекомбинации генов, селекционеры создали большое количество высокопродуктивных линий и кроссов птиц различного направления продуктивности. Однако возможности получения у потомства максимального количества желательных сочетаний признаков ограничены корреляционной изменчивостью.

Корреляционная изменчивость

Развитие любого организма следует рассматривать как результат взаимодействия целого комплекса его наследственных задатков и внешней среды. Поэтому изменение в развитии какого-либо органа или ткани влечет

за собой изменение в развитии и других органов и тканей или всего организма. Это отнюдь не означает, что при корреляционной изменчивости с изменением одного признака всегда изменяется в одинаковой мере или в том же направлении другой признак или группа признаков. Здесь имеется в виду лишь значительная вероятность того, что изменение у особи одного из признаков будет сопровождаться определенными изменениями коррелированного с ним одного или группы признаков. Сама по себе корреляционная изменчивость представляет интерес для науки и практики племенного дела лишь в том случае, если в основе ее лежит наследственно обусловленная взаимосвязь между признаками. Связи эти бывают и положительными, когда с усилением развития одного признака усиливается и другой, и отрицательными, когда усиление развития одного признака тормозит развитие другого. Поэтому в зоотехнической практике довольно часто бывает очень трудно соединить в одной линии или породе высокую яичную продуктивность с высокой массой яиц или высокими мясными качествами, так как чаще всего эти признаки контролируются разными группами генов. Иногда в результате корреляционной изменчивости у организма развиваются одни признаки, повышающие его жизнеспособность, и другие — понижающие ее. В зависимости от совокупного влияния таких признаков организм может быть сохранен естественным или искусственным отбором или животное окажется неприспособленным к данным условиям и погибнет. В связи с этим корреляционная изменчивость в известной мере ограничивает возможность использования комбинационной изменчивости при создании новых пород и линий.

Модификационная изменчивость

Модификации — ненаследственные фенотипические изменения, возникающие у животных под воздействием условий внешней среды и не оказывающие влияния на генотип потомства. Модификации широко распространены в природе, так как каждый организм в процессе развития и жизни подвергается влиянию условий среды, ■ большей или меньшей степени отражающемуся на его признаках. Поэтому в стаде, даже при одинаковой наследственности, особи несколько отличаются друг от друга из-за реакции организма на условия среды.

Кроме того, в зависимости от условий среды, в которых находится организм, могут возникнуть различные модификации. Модификации среды могут быть положительными, когда они способствуют развитию организма, и отрицательными, когда они препятствуют ему. Модификации среды могут быть естественными, возникающими в природе, и искусственными, созданными человеком. Модификации среды могут быть временными, когда они действуют только в течение определенного периода времени, и постоянными, когда они действуют постоянно. Модификации среды могут быть индивидуальными, когда они возникают у отдельной особи, и групповыми, когда они возникают у группы особей. Модификации среды могут быть фенотипическими, когда они затрагивают только внешние признаки организма, и генотипическими, когда они затрагивают генотип организма. Модификации среды могут быть полезными, когда они способствуют выживанию и размножению организма, и вредными, когда они препятствуют ему. Модификации среды могут быть естественными, возникающими в природе, и искусственными, созданными человеком. Модификации среды могут быть временными, когда они действуют только в течение определенного периода времени, и постоянными, когда они действуют постоянно. Модификации среды могут быть индивидуальными, когда они возникают у отдельной особи, и групповыми, когда они возникают у группы особей. Модификации среды могут быть фенотипическими, когда они затрагивают только внешние признаки организма, и генотипическими, когда они затрагивают генотип организма. Модификации среды могут быть полезными, когда они способствуют выживанию и размножению организма, и вредными, когда они препятствуют ему.

Мутации

Мутации — это наследственные изменения, возникающие в результате мутаций. Мутации могут быть естественными, возникающими в природе, и искусственными, созданными человеком. Мутации могут быть временными, когда они действуют только в течение определенного периода времени, и постоянными, когда они действуют постоянно. Мутации могут быть индивидуальными, когда они возникают у отдельной особи, и групповыми, когда они возникают у группы особей. Мутации могут быть фенотипическими, когда они затрагивают только внешние признаки организма, и генотипическими, когда они затрагивают генотип организма. Мутации могут быть полезными, когда они способствуют выживанию и размножению организма, и вредными, когда они препятствуют ему. Мутации могут быть естественными, возникающими в природе, и искусственными, созданными человеком. Мутации могут быть временными, когда они действуют только в течение определенного периода времени, и постоянными, когда они действуют постоянно. Мутации могут быть индивидуальными, когда они возникают у отдельной особи, и групповыми, когда они возникают у группы особей. Мутации могут быть фенотипическими, когда они затрагивают только внешние признаки организма, и генотипическими, когда они затрагивают генотип организма. Мутации могут быть полезными, когда они способствуют выживанию и размножению организма, и вредными, когда они препятствуют ему.

Кроме того, не все признаки в одинаковой мере подвержены модификационной изменчивости. Большей частью при воздействии среды изменяются размеры, масса, продуктивность животных. Качественные признаки значительно более устойчивы, так как развиваются в большей степени под влиянием наследственных факторов.

Модификационная изменчивость имеет для зоотехнической практики двойное значение. Так, ■ определенных условиях среды можно усилить развитие желательного признака или ослабить нежелательный. Это положительная для практики особенность модификации. В другом случае среда может сгладить наследственные различия между индивидуумами, в результате чего лучшие и худшие особи внешне или по продуктивности оказываются одинаковыми, что мешает правильному отбору наиболее ценных из них и снижает эффективность селекции.

Модификации как вид изменчивости имеют определенное значение в эволюции, так как служат одним из видов приспособления организмов к изменяющимся условиям среды.

Мутационная изменчивость

Мутации — это наследственные изменения, характеризующиеся внезапным появлением у отдельных организмов каких-либо новых признаков или свойств, которых не было у его предков. Мутационные изменения обязательно связаны с реорганизацией воспроизводящих структур половых и соматических клеток. Коренное отличие мутаций от модификаций сводится к тому, что мутации могут точно воспроизводиться в поколениях независимо от условий среды, в которых осуществляется онтогенез. Это объясняется тем, что возникновение мутаций связано с изменением структур клетки — хромосом.

Термин «мутация» впервые был предложен Г. Де Фризом в его классическом труде «Мутационная теория» (1901—1903 гг.). Мутацией он назвал явление скачкообразного, прерывистого изменения наследственного признака. Мутации бывают резко выраженными и малозаметными. Резкие изменения ■ процессе эволюции и селекции имеют, согласно теории Ч. Дарвина и современным представлениям в свете достижений биологической науки, меньшее значение, чем изменения небольшие, малозаметные. Основные положения теории Г. Де Фриза о мутациях сохраняют свое значение и в настоящее

время. Мутации возникают внезапно, скачкообразно, без всяких переходов; вновь возникшие изменения стойко удерживаются в последующих поколениях; изменения могут быть полезными, вредными и нейтральными: одни и те же мутации могут возникать повторно.

Мутационная изменчивость — процесс всеобщий для всех органических форм. Хотя вопрос о природе гена выяснен не окончательно, тем не менее установлены некоторые закономерности и его мутирования. В частности, что возникающие мутации в основном оказываются рецессивными. Это очень важно для существования вида, так как в большинстве своем мутации в данных условиях оказываются вредными. Несмотря на это, рецессивный характер мутантных аллелей позволяет им длительное время сохраняться у особей вида в гетерозиготном состоянии и проявиться в процессе комбинационной изменчивости. Таким образом, в эволюции домашних и диких видов мутационная изменчивость сочетается с комбинационной, давая новый материал для искусственного и естественного отбора. Следовательно, только при наличии мутаций гена возможна гетерозиготность, которая позволяет анализировать структуру гена. Если бы организмы были гомозиготными по каждому гену, то рекомбинации генов нельзя было бы обнаружить.

По проявлению мутантного гена мутации чисто условно разделяют на морфологические, физиологические и биохимические, но в основе каждого действия всех генов и всех мутаций лежат биохимические процессы. Однако уже давно было установлено, что мутации по своей генетической природе разнообразны. Почти любое изменение в хромосоме, при котором сама хромосома и клетка сохраняют способность репродуцироваться, обуславливает наследственное изменение признаков организма. Поэтому к мутациям относят изменения числа хромосом: внутрихромосомные и межхромосомные перестройки, генные мутации, цитоплазматические мутации.

Все перечисленные типы мутаций бывают естественные и искусственные. Мутации, возникающие под влиянием факторов внешней среды или в результате физиологических или биохимических изменений в самом организме, относят к спонтанным мутациям. В тех случаях, когда мутации вызваны действием мутагенных факторов (рентгена, радиации, химических веществ), их называют индуцированными мутациями. Принципиальных раз-

личий между спонтанными и индуцированными мутациями нет, но изучение последних подводит биологов к овладению наследственной изменчивостью и к разгадке тайны гена.

Проблема регулирования генной активности и ее возможное использование в животноводческой практике представляет собой один из путей, способствующих увеличению производства продуктов птицеводства. Однако следует отметить, что искусственное регулирование генной активности — целый комплекс сложных биологических процессов. В этом направлении в последнее время начаты и проводятся исследования. Так, открытие учеными нашей страны нового класса генетически активных веществ, так называемых супермутагенов, и возможность их синтеза в промышленных объемах позволили подойти к их использованию в практических целях, в частности, для стимуляции роста и развития организмов путем реализации имеющихся в организме наследственных возможностей. Предполагается, что стимулирующее действие супермутагенов имеет общебиологический характер, и поэтому их использование перспективно в животноводстве, в том числе и в птицеводстве.

В исследованиях, проведенных в нашей стране, по предынкубационному воздействию на яйца домашней птицы малыми дозами супермутагенов — нитрозодиметилмочевинной и диметилсульфатом порядка 10^{-7} и 10^{-9} г на яйцо — установлено стимулирующее их действие на рост и развитие птицы мясного и яичного направления. Стимулирующее действие было комплексным и затрагивало значительное число признаков. Повышалась выводимость яиц до 15% и жизнеспособность птицы на 3—5%, увеличались прирост живой массы молодняка до 10% и яйценоскость несушек на 15—25%. При этом совместное и одновременное действие этих соединений было более эффективным, чем действие каждого химического мутагена в отдельности. Это говорит о том, что главное в результате воздействия не специфика выбранных мутагенов, а ответ на них биологических систем. Стимулирующий эффект сохранялся в дочерних поколениях.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изучение биологической изменчивости служит отправным пунктом любого биологического исследования. Термин «изменчивость» в биологии употребляется в двух

различных смыслах: изменчивость как процесс и изменчивость как состояние. Изменчивость как процесс можно изучить, рассматривая развитие организма в онтогенезе от оплодотворенного яйца до взрослого состояния или как развитие живого мира от простейших форм органической жизни до верхних ступеней эволюционной лестницы. Изменчивость как состояние можно заменить термином разнообразие, которое и является предметом изучения. Разнообразие признаков может проявляться в виде разнообразия качественного или количественного. Примерами качественного разнообразия могут служить разнообразие окраски оперения и формы гребня у птиц, половые различия у самцов и самок и многие другие особенности, которые часто удается определить только сложными биохимическими методами. В этом случае различия между особями характеризуются описательно без применения чисел. Количественная изменчивость — это изменчивость таких признаков, при изучении которых применяется подсчет, измерение или взвешивание, и выражают ее цифрами: например, живая масса птиц, масса яиц, число снесенных яиц. Когда количественный признак можно выразить только целым числом (число яиц, цыплят), то такая изменчивость называется прерывистой (дискретной). Если же для изучения признака приходится прибегать к измерению или взвешиванию, то признак может быть выражен любым числом — целым или дробным. Следовательно, между соседними значениями не может быть резких границ. Напротив, одна величина может быть сколь угодно близка к другой. Этот вид количественной изменчивости называется *непрерывной изменчивостью*.

Если встречаются только два взаимоисключающих варианта, которые устанавливают путем измерения или подсчета, то говорится об *альтернативной изменчивости*. Например, из яйца может выводиться либо курочка, либо петушок; курица может снести яйцо либо в скорлупе, либо без скорлупы; потомство может родиться либо живым, либо мертвым.

Следует сказать, что граница между количественными и качественными признаками до некоторой степени условна, поскольку и количественные признаки можно описать словесно: высокая или низкая яйценоскость, крупные или мелкие яйца, а признаки качественные характеризовать количественным показателем, например содержание каротина в желтке.

Для изучения признаков необходимо знать, для каких целей и в каких условиях эти признаки изучаются. Например, для описания биологического признака (дисперсия), для анализа — корреляция, коэфф.

КОЭФФ

Методы определения среднего квадратического отклонения и лимитов изменчивости признака в имитации яйценоскости величин — в граммах, выводит показатель разнообразия средней арифметической сопоставление разницы лимита и стандартного отклонения. Поэтому для сопоставления признаков и для установления одноименных признаков коэффициентом среднее квадратическое отклонение в процентах от среднего значения вычисляют

Пример. Требуется сравнить яйценоскость кур по следующим данным:

Яйценоскость (шт.)	Масса яиц (г)	Затраты корма (кг на 10 шт. яиц)
10	100	10
12	120	12
14	140	14
16	160	16
18	180	18
20	200	20

Сравнение признаков — яйценоскости и массы яиц — рассчитывается по формулам:

Для изучения качественных и количественных признаков применяют генетико-математические методы, необходимые, во-первых, для их точного описания, во-вторых, для анализа причин биологической изменчивости с целью управления этим процессом. Основные параметры для описания биологической изменчивости — средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение признака (дисперсия), размах, стандартное отклонение, связи — корреляция, коварианса.

КОЭФФИЦИЕНТ ВАРИАЦИИ

Методы определения степени вариации признаков с помощью среднего квадратического (стандартного) отклонения и лимитов основываются на показателе изменчивости признака в именованных величинах. При изучении яйценоскости величину выражают в штуках, массы яиц — в граммах, выводимости — в процентах. Это показатель разнообразия признака для группы с определенной средней арифметической величиной. Вследствие этого сопоставление разноименных признаков с помощью лимита и стандартного отклонения произвести невозможно. Поэтому для сопоставления изменчивости разноименных признаков и для выявления уровней изменчивости у одноименных признаков разных совокупностей пользуются коэффициентом вариации (C_v), представляющим собой среднее квадратическое отклонение, выраженное в процентах от средней арифметической. Коэффициент вариации вычисляют по формуле:

$$C_v = \frac{\sigma}{\bar{x}} 100\%.$$

Пример. Требуется сравнить разнообразие различных признаков в линии кур по следующим показателям:

	\bar{x}	σ
Яйценоскость (шт.)	250	9
Масса яиц (г)	57	1
Затраты корма (кг на 10 шт. яиц)	2,5	0,2

Сравнением сигм нельзя определить какой признак в линии более изменчив — яйценоскость, масса яиц или затраты корма на 10 яиц. Рассчитаем коэффициенты вариации для этих признаков:

для яйценоскости

$$C_v = \frac{9}{250} \cdot 100 = 3,6\%;$$

для массы яиц

$$C_v = \frac{1}{57} \cdot 100 = 1,75\%;$$

для затрат корма на 10 яиц $C_v = \frac{0,2}{2,5} \cdot 100 = 8,0\%.$

На основании полученных данных можно сказать, что изменчивость по затратам кормов на 10 яиц выше, чем по массе яиц и яйценоскости.

При сравнении птиц двух линий по изменчивости одного и того же признака лучше пользоваться средними квадратическими отклонениями, а не коэффициентами вариаций, которые зависят от абсолютной величины средней арифметической (делителя). Поэтому даже при одной величине сигмы коэффициенты вариации могут быть различны, если неодинаковы средние арифметические, что может привести к неправильным выводам.

СОВМЕСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ

При одновременном изучении совокупности животных по нескольким признакам можно заметить, что разнообразие одного признака находится в большей или меньшей взаимосвязи с разнообразием другого.

Взаимная связь между признаками называется *корреляцией*. Изучение корреляционной связи между признаками, ее количественное определение позволяют проводить отбор по одному или нескольким признакам, предусмотреть изменение одних признаков при отборе по другим, изучать причинную связь между признаками, что необходимо для успешной селекционной работы. Большое значение для селекции имеет изучение разного рода корреляций между признаками у родственников, что позволяет вскрывать генетические причины связи.

Для изучения корреляционных связей между варьирующими признаками используют математический метод, который дает возможность выявить величины корреляционной связи и установить направление и тип ее. Следует заметить, что математическим методом нельзя определить, какие факторы обуславливают наличие взаимосвязей между двумя или большим количеством признаков. Это возможно только с помощью биологических методов. Несмотря на ограниченность в этом смысле ма-

тематического метода, проведение статистического анализа для изучения взаимосвязей в сочетании с биологическими методами позволяет вскрыть генетические закономерности связей между признаками, что значительно повышает возможности селекции. Основные показатели для измерения связи между признаками — коэффициент корреляции (r) и коэффициент регрессии (R).

Коэффициент корреляции

Коэффициенты корреляции выражают ■ относительных величинах, которые изменяются в пределах от 0 до 1. Чем ближе значение к единице, тем связь между признаками больше. Если коэффициент корреляции близок к нулю, то это указывает на отсутствие связи. Принято считать связь малой, если коэффициенты корреляции находятся на уровне 0,2—0,3; средней — 0,5 и высокой — больше 0,7. Корреляция может быть положительной и отрицательной, на что указывает знак минус или плюс. При положительной корреляции с изменением одного признака изменяется в том же направлении и другой. При отрицательной корреляции увеличение (уменьшение) одного признака приводит к уменьшению (увеличению) другого признака.

Для расчета коэффициента корреляции существует много рабочих формул — для малых и больших выборок, малозначных и многозначных вариантов, альтернативных признаков.

Все эти формулы дают одинаковый результат, а применение той или другой формулы чаще всего обусловливается необходимым удобством в вычислениях.

Коэффициент фенотипической корреляции для малых выборок

Для вычисления коэффициента фенотипической корреляции в малых выборках в селекционно-генетических исследованиях чаще всего применяют одну из следующих формул:

$$r = \frac{\Sigma xy - \frac{\Sigma x \Sigma y}{n}}{\sqrt{C_x C_y}} \quad \text{или} \quad r = \frac{C_x + C_y - C_d}{2\sqrt{C_x C_y}}.$$

где n — число особей, изучаемых по двум признакам; x и y — значение дат первого и второго признаков; C — сумма квадратов центральных отклонений, которую вычисляют отдельно для ряда x — C_x , для ряда y — C_y и для разностей между ними $(x-y)$ — C_d .

Рассмотрим технику вычисления коэффициента фенотипической корреляции на примере связи между выводимостью (x) и жизнеспособностью молодняка (y), при $n=12$ (табл. 5)

ТАБЛИЦА 5

Вычисление корреляции между выводимостью и жизнеспособностью молодняка кур

x	y	x^2	y^2	xy	$d=x-y$	d^2
87,7	91,0	7691,0	8281,0	7980,7	-3,3	10,89
81,8	90,3	6691,2	8154,1	7386,5	-8,5	72,25
79,6	82,0	6336,2	6724,0	6527,2	-2,4	5,76
75,5	77,5	5700,2	6006,2	5851,2	-2,0	4,00
91,0	97,4	8281,0	9486,8	8863,4	-6,4	40,96
92,0	90,1	8464,0	8118,0	8289,2	+1,9	3,61
88,5	90,0	7832,2	8100,0	7965,0	-1,5	2,25
80,4	85,0	6464,2	7225,0	6834,0	-4,6	21,16
90,4	94,4	8172,2	8911,4	8533,8	-4,0	16,00
92,0	93,9	8464,0	8817,2	8638,8	-1,9	3,61
85,2	97,3	7259,0	9467,3	8290,0	-12,1	146,40
90,3	92,6	8154,1	8574,8	8361,8	-2,3	5,29
$\Sigma x =$ =1034,4	$\Sigma y =$ =1081,5	$\Sigma x^2 =$ =89 509,6	$\Sigma y^2 =$ =97 856,7	$\Sigma xy =$ =93 521,6	$\Sigma d =$ =47,1	$\Sigma d^2 =$ =332,3

В первые две графы таблицы 5 вписаны данные выводимости и жизнеспособности молодняка, полученного от селекционного гнезда кур. Последующие графы заполняют результатом соответствующих вычислений ■ суммирования итогов, что позволяет рассчитать:

$$C_x = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 89\,509,6 - \frac{(1034,4)^2}{12} = 344,4;$$

$$C_y = \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n} = 97\,856,7 - \frac{(1081,5)^2}{12} = 395,4;$$

$$C_d = \Sigma d^2 - \frac{(\Sigma d)^2}{n} = 332,3 - \frac{(47,1)^2}{12} = 147,4.$$

Подставляем полученные значения в формулу:

$$r = \frac{\sum xy - \frac{\sum x \sum y}{n}}{\sqrt{C_x C_y}} = \frac{93\,5216 - \frac{1034,4 \cdot 1081,5}{12}}{\sqrt{344,4 \cdot 395,4}} = \frac{296,3}{369} = +0,80.$$

Аналогичный результат можно получить по формуле:

$$r = \frac{C_x + C_y - C_d}{2\sqrt{C_x C_y}} = \frac{344,4 + 395,4 - 147,4}{2\sqrt{344,4 \cdot 395,4}} = +0,80.$$

По результатам проведенного анализа можно заключить, что между выводимостью и жизнеспособностью цыплят существует высокая положительная корреляция.

Коэффициент фенотипической корреляции для больших выборок (корреляционная решетка)

При большом наблюдении в совокупности коэффициент корреляции вычисляют с использованием корреляционной решетки, в которой члены выборки распределяют с учетом величины каждого признака. Обработку материала следует начинать с определения числа классов и их границ так же, как это ранее делалось при вычислении средней арифметической и среднего квадратического отклонения. Второй этап работы — построение корреляционной решетки и разнесение по клеткам решетки членов совокупности. Данные решетки обрабатывают методом произведений или методом сумм. При обработке методом произведений коэффициент корреляции определяют по формуле:

$$r = \frac{\sum f a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$$

где f — частоты по клеткам решетки; a_x и a_y — условные отклонения от классов со значениями A_x и A_y ; $b_x = \frac{\sum f_x a_x}{n}$ и $b_y = \frac{\sum f_y a_y}{n}$ — поправки к условным средним для рядов x и y .

Пример. Вычислить коэффициент корреляции между яйценоскостью кур за 270 и 500 дней жизни. Размах изменчивости яйценоскости кур за 270 дней жизни составил: $x_{\min} = 74$ яйца, $x_{\max} = 99$ яиц;

за 500 дней жизни соответственно 223 и 273 при числе кур 143 (табл. 6). Величина классного промежутка для яйценоскости кур за 270 дней равна 5 яйцам и за 500 дней — 5 яйцам. В качестве условной средней взят класс со значением 85,1—90, тогда $A_x = 87,5$ яйца,

ТАБЛИЦА 6

Корреляционная решетка яйценоскости кур за 270 (x) и 500 (y) дней жизни

y	x					f_y	a_y	$f_y a_y$	$f_y a_y^2$
	75,1—80	80,1—85	85,1—90	90,1—95	95,1—100				
223,1—228	1	2	—	—	—	3	—4	—12	48
228,1—233	3	5	2	—	—	10	—3	—30	90
233,1—238	2	11	4	—	—	17	—2	—34	68
238,1—243	3	8	9	1	—	21	—1	—21	21
243,1—248	4	7	18	2	—	31	0	0	0
248,1—253	4	5	7	2	—	18	1	18	18
253,1—258	2	4	6	4	1	17	2	34	68
258,1—263	1	3	5	2	2	13	3	39	117
263,1—268	1	3	3	1	1	9	4	36	144
268,1—273	—	1	1	2	—	4	5	20	100
f_x	21	49	55	14	4	$n = 143 \quad \Sigma f_y a_y = 50$			
a_x	—2	—1	0	1	2	$\Sigma f_y a_y^2 = 647$			
$f_x a_x$	—42	—49	0	14	8	$\Sigma f_x a_x = 69$			
$f_x a_x^2$	84	49	0	14	16	$\Sigma f_x a_x^2 = 163$			

и класс 243,1—248, тогда $A_y = 245,5$ яйца. Обработав корреляционную решетку для каждого ряда, можно вычислить:

$$b_x = \frac{\Sigma f_x a_x}{n} = \frac{69}{143} = 0,48;$$

$$b_y = \frac{\Sigma f_y a_y}{n} = \frac{50}{143} = 0,35;$$

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{\Sigma f_x a_x^2}{n} - b_x^2} = \sqrt{\frac{163}{143} - 0,48^2} = 0,95;$$

$$\sigma_y = \sqrt{\frac{\Sigma f_y a_y^2}{n} - b_y^2} = \sqrt{\frac{647}{143} - 0,38^2} = 2,1.$$

При определении σ для формулы коэффициента корреляции корни квадратный не умножают на классовой промежуток.

Остается вычислить значение $\Sigma f a_x a_y$, которое получают путем умножения частот в каждой клетке корреляционной решетки на оба условных отклонения a_x и a_y , соответствующих каждому классу по признакам x и y . Частоты, ограниченные нулевыми классами, не учитываются. Нулевые классы разбивают решетку на четыре квад-

ранта: I — левый
ний, IV — правый
по каждому квад

I квадрант (вер

1.—4.—2
2.—4.—1
3.—3.—2
5.—3.—1
2.—2.—2
11.—2.—1
3.—1.—2
8.—1.—1

$\Sigma f a_x a_y =$

III квадрант
(нижний лев

4.1.—2=—
5.1.—1=—
2.2.—2=—
4.2.—1=—
1.3.—2=—
3.3.—1=—
1.4.—2=—
3.4.—1=—
1.5.—1=—

$\Sigma f a_x a_y = -6$

Сумма всех четырех

$\Sigma f a_x a_y = 93 + (-1)$

Подставляем
ные цифровые знач

$r = \frac{\Sigma f a_x a_y}{n \sigma_x \sigma_y}$

Полученная ве
носности эффектив
ний результатов и

Следует име
связи можно су
корреляционной
диагонали, про
ты, то связ

ранта: I — левый верхний, II — правый верхний, III — левый нижний, IV — правый нижний. Проведем умножение $f a_x a_y$ построчно по каждому квадранту отдельно.

I квадрант (верхний левый)

$$\begin{aligned} 1 \cdot -4 \cdot -2 &= 8 \\ 2 \cdot -4 \cdot -1 &= 8 \\ 3 \cdot -3 \cdot -2 &= 18 \\ 5 \cdot -3 \cdot -1 &= 15 \\ 2 \cdot -2 \cdot -2 &= 8 \\ 11 \cdot -2 \cdot -1 &= 22 \\ 3 \cdot -1 \cdot -2 &= 6 \\ 8 \cdot -1 \cdot -1 &= 8 \end{aligned}$$

$$\Sigma f a_x a_y = 93;$$

III квадрант
(нижний левый)

$$\begin{aligned} 4 \cdot 1 \cdot -2 &= -8 \\ 5 \cdot 1 \cdot -1 &= -5 \\ 2 \cdot 2 \cdot -2 &= -8 \\ 4 \cdot 2 \cdot -1 &= -8 \\ 1 \cdot 3 \cdot -2 &= -6 \\ 3 \cdot 3 \cdot -1 &= -9 \\ 1 \cdot 4 \cdot -2 &= -8 \\ 3 \cdot 4 \cdot -1 &= -12 \\ 1 \cdot 5 \cdot -1 &= -5 \end{aligned}$$

$$\Sigma f a_x a_y = -69$$

II квадрант (верхний правый)

$$1 \cdot -1 \cdot +1 = -1$$

$$\Sigma f a_x a_y = -1;$$

IV квадрант
(нижний правый)

$$\begin{aligned} 2 \cdot 1 \cdot 1 &= 2 \\ 4 \cdot 2 \cdot 1 &= 8 \\ 1 \cdot 2 \cdot 2 &= 4 \\ 2 \cdot 3 \cdot 1 &= 6 \\ 2 \cdot 3 \cdot 2 &= 12 \\ 1 \cdot 4 \cdot 1 &= 4 \\ 1 \cdot 4 \cdot 2 &= 8 \\ 2 \cdot 5 \cdot 1 &= 10 \end{aligned}$$

$$\Sigma f a_x a_y = 54$$

Сумма всех четырех значений

$$\Sigma f a_x a_y = 93 + (-1) + (-69) + 54 = 77.$$

Подставляем в формулу коэффициента корреляции все найденные цифровые значения:

$$r = \frac{\Sigma f a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y} = \frac{77 - 143 \cdot 0,48 \cdot 0,35}{143 \cdot 0,95 \cdot 2,1} = + 0,19.$$

Полученная величина указывает на то, что с повышением яйценоскости эффективность оценки кур по продуктивности на основании результатов испытания за 270 дней жизни значительно снижается.

Следует иметь в виду, что о величине и направлении связи можно судить по расположению частот в клетках корреляционной решетки. Если материал расположен по диагонали, проходящей в основном через I и IV квадранты, то связь будет положительной; если же частоты груп-

пируются во II и III квадрантах, то связь отрицательная. В случае беспорядочного распределения частот связь будет незначительной или совершенно отсутствовать.

Частные коэффициенты корреляции

В биологических исследованиях часто бывают такие ситуации, когда при изучении связи между двумя признаками возникает необходимость в определении коэффициента корреляции при множественных связях. Для этого служат простые корреляции между двумя признаками. Если обозначить три признака цифрами 1, 2 и 3, то можно рассчитать простые корреляции r_{12} , r_{23} и r_{13} обычным путем, которые затем используют в формулах для частных коэффициентов — $r_{12.3}$, $r_{23.1}$ и $r_{13.2}$:

$$r_{12.3} = \frac{r_{12} - r_{13}r_{23}}{\sqrt{(1-r_{13}^2)(1-r_{23}^2)}};$$

$$r_{13.2} = \frac{r_{13} - r_{12}r_{23}}{\sqrt{(1-r_{12}^2)(1-r_{23}^2)}} \quad r_{23.1} = \frac{r_{23} - r_{12}r_{13}}{\sqrt{(1-r_{12}^2)(1-r_{13}^2)}}.$$

Таким же образом можно вычислить частные корреляции и для четырех признаков:

$$r_{12.34} = \frac{r_{12.3} - r_{14.3}r_{24.3}}{\sqrt{(1-r_{14.3}^2)(1-r_{24.3}^2)}}.$$

Следовательно, при определении частных корреляций в любом случае вычисляют простые корреляции.

Вычисление частной корреляции с тремя признаками поясним на примере.

Пример. Требуется вычислить частные коэффициенты корреляции между оплодотворенностью (1), выводимостью (2) и жизнеспособностью молодняка (3). Связь между двумя признаками выражается следующими величинами (по результатам вычислений генетических параметров племенного стада кур учхоза «Муммовское» ТСХА): $r_{12} = +0,55$; $r_{13} = +0,23$; $r_{23} = +0,80$.

Определим связь между оплодотворенностью (1) и жизнеспособностью молодняка (3) при постоянном значении выводимости (2):

$$r_{13.2} = \frac{r_{13} - r_{12}r_{23}}{\sqrt{(1-r_{12}^2)(1-r_{23}^2)}} = \frac{0,23 - 0,55 \cdot 0,80}{\sqrt{(1-0,55^2)(1-0,80^2)}} = -0,42.$$

В данном
между оплодот
вается отрицат
Определим
при постоянном

$$r_{12.3} = \frac{r_{12} - r_{13}r_{23}}{\sqrt{(1-r_{13}^2)(1-r_{23}^2)}}$$

Здесь коэфф
положительную
при постоянном
Определим
при постоянном

$$r_{23.1} = \frac{r_{23} - r_{12}r_{13}}{\sqrt{(1-r_{12}^2)(1-r_{13}^2)}}$$

Полученный
димостью и жизн
оплодотворенност

Следует по
ду комплексом
практике птиц
ных связей ме
комплексе, а н
между призна
их иногда пред

Фенотипиче
корреляцию, об
корреляцию, об
ния селекционн
ляет генотипич
корреляция ука
тер связи межд
ческая ее част
этой связи. Меж
кая фенотипиче
чает в себя сра
цию. Следова
ственность, и
условиями, могу
ни взаимной с

В данном случае при постоянном значении выводимости связь между оплодотворенностью и жизнеспособностью молодняка оказывается отрицательной.

Определим связь между оплодотворенностью и выводимостью при постоянном значении жизнеспособности молодняка:

$$r_{12.3} = \frac{r_{12} - r_{13}r_{23}}{\sqrt{(1-r_{13}^2)(1-r_{23}^2)}} = \frac{0,55 - 0,23 \cdot 0,80}{\sqrt{(1-0,23^2)(1-0,80^2)}} = +0,63.$$

Здесь коэффициент частной корреляции указывает на высокую положительную связь между оплодотворенностью и выводимостью при постоянном значении жизнеспособности молодняка.

Определим связь между выводимостью и жизнеспособностью при постоянном значении оплодотворенности:

$$r_{23.1} = \frac{r_{23} - r_{12}r_{13}}{\sqrt{(1-r_{12}^2)(1-r_{13}^2)}} = \frac{0,80 - 0,55 \cdot 0,23}{\sqrt{(1-0,55^2)(1-0,23^2)}} = +0,83.$$

Полученный коэффициент показывает, что связь между выводимостью и жизнеспособностью молодняка при постоянном значении оплодотворенности довольно высокая.

Следует подчеркнуть, что подобные зависимости между комплексом признаков довольно часто встречаются в практике птицеводства. Поэтому при выявлении взаимных связей между признаками лучше рассматривать их в комплексе, а не изолированно, так как внутренние связи между признаками в организме гораздо сложнее, чем мы их иногда представляем.

Генетические корреляции

Фенотипическую корреляцию можно разложить на корреляцию, обусловленную влиянием внешней среды, и корреляцию, обусловленную генетически. Для планирования селекционной работы наибольшее значение представляет генотипическое влияние, так как фенотипическая корреляция указывает в основном на величину и характер связи между селекционными признаками, а генотипическая ее часть показывает на степень наследуемости этой связи. Между двумя признаками часто бывает высокая фенотипическая корреляция, которая, однако, включает в себя сравнительно низкую генетическую корреляцию. Следовательно, корреляции, обусловленные наследственностью, и корреляции, обусловленные внешними условиями, могут значительно различаться как по степени взаимной связи, так и по знаку. Различия в направле-

нии связи между обеими корреляциями означают, что источники изменчивости, обусловленные наследственностью и внешней средой, влияют на признаки посредством различных биологических процессов.

На основе метода путевого анализа С. Райта, Л. Хейзелем предложена следующая формула вычисления генетической корреляции:

$$r_y = \frac{2 : (r_{xy} + r_{yx})}{\sqrt{r_{xx}r_{yy}}},$$

где r_y — генетическая корреляция; r_{xy} и r_{yx} — коэффициенты фенотипических корреляций между одним признаком дочерей и другим признаком матерей; r_{xx} и r_{yy} — коэффициенты фенотипической корреляции между одним и тем же признаком матерей и дочерей. Методы оценки генетической корреляции аналогичны методам оценки коэффициента наследуемости. С помощью коэффициента генетической корреляции оценивают аддитивное наследование и эпистаз.

Рассмотрим вычисление генетической корреляции на основании данных о фенотипических корреляциях, которые получены в стаде кур учхоза ТСХА «Муммовское»; яйценоскость за 500 дней жизни дочерей — половая зрелость матерей $r_{xy} = +0,21$, половая зрелость дочерей — яйценоскость за 500 дней жизни матерей $r_{yx} = +0,18$, яйценоскость дочерей — яйценоскость матерей $r_{xx} = +0,37$, половая зрелость матерей — половая зрелость дочерей $r_{yy} = +0,54$. Подставим в формулу генетической корреляции полученные данные:

$$r_y = \frac{2 : (r_{xy} + r_{yx})}{\sqrt{r_{xx}r_{yy}}} = \frac{2 : (0,21 + 0,18)}{\sqrt{0,37 \cdot 0,54}} = \frac{0,195}{0,447} = +0,44.$$

Расчеты показывают, что коэффициент генетической корреляции между яйценоскостью и половой зрелостью дочерей и матерей составляет $+0,44$. По данным об изменении генетической корреляции в потомстве можно делать заключения о правильности направления селекции, а также о том, что фенотипической корреляции между признаками принимают определенное участие как факторы внешней среды, так и наследственные задатки. Это может быть в равном случае полезно и вредно, так как селекционер не всегда заинтересован в том, чтобы с изме-

нением одного в последнее время с небольшой яйценоскости. Р. Это иногда имеет

Регр

Поскольку на степень связи насколько в сре чении или умень дованиях, кроме онным анализом навливают вели при изменении, специальную в которая предста циентом коррел численными дл

грессии имеет формуле опреде

нии y на едини чину y при изме нения в формул жении, то есть в

Для малых ражают малозн счетных машин

$$R_{xy} = \frac{\sum xy}{\sum x \sum y}$$

Пример. Опре костью кур за 270 возьмем из пример ции для больших $= +0,19$. Поскольку формулы коэффици на классовый пром циента регрессии

нением одного признака изменялся другой. Например, в последнее время сложилась тенденция к созданию кур с небольшой живой массой при высокой массе яиц и яйценоскости. Возникает необходимость разрыва, изменения существующей взаимосвязи между признаками. Это иногда имеет значительный успех.

Регрессия. Коэффициент регрессии

Поскольку коэффициент корреляции указывает лишь на степень связи между признаками, но не показывает, насколько в среднем изменяется один признак при увеличении или уменьшении другого, то в генетических исследованиях, кроме корреляционного, пользуются регрессионным анализом. С помощью показателя регрессии устанавливают величину изменения сопряженного признака при изменении другого на единицу. Для этого вычисляют специальную величину — коэффициент регрессии (R), которая представляет собой произведение между коэффициентом корреляции и стандартными отклонениями, вычисленными для каждого признака. Тогда формула регрессии имеет следующий вид: $R_{xy} = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$ — по этой формуле определяют величину значения x при изменении y на единицу; $R_{yx} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$ — здесь находят величину y при изменении x на единицу. Стандартные отклонения в формулах регрессии берут ■ именованном выражении, то есть в единицах измерения.

Для малых выборок, особенно если значения x и y выражают малозначными числами или имеется достаточно счетных машин, удобно пользоваться формулами:

$$R_{xy} = \frac{\Sigma xy - \frac{\Sigma x \Sigma y}{n}}{\Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n}} \quad \text{и} \quad R_{yx} = \frac{\Sigma xy - \frac{\Sigma x \Sigma y}{n}}{\Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n}}.$$

Пример. Определим коэффициент регрессии между яйценоскостью кур за 270 (x) и 500 дней жизни (y). Фактические данные возьмем из примера расчета коэффициента фенотипической корреляции для больших выборок (табл. 6), где $\sigma_x = 0,95$; $\sigma_y = 2,1$ и $r = +0,19$. Поскольку при определении стандартного отклонения для формулы коэффициента корреляции умножение корня квадратного на классовый промежуток не производилось, а в формулах коэффициента регрессии используется именованная сигма, то необходимо

ее умножить на величину классового промежутка, который для σ_x и σ_y равен 5 яйцам.

$$\sigma_x = 0,95 \cdot 5 = 4,75 \text{ яйца и } \sigma_y = 2,1 \cdot 5 = 10,5 \text{ яйца,}$$

тогда

$$R_{xy} = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y} = 0,19 \cdot \frac{4,75}{10,5} = 0,086\% \text{ и}$$

$$R_{yx} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} = 0,19 \cdot \frac{10,5}{4,75} = 0,42\%.$$

Расчеты показывают, что при увеличении яйценоскости кур за 500 дней жизни на 1% яйценоскость за 270 дней жизни повышается на 0,086%, а при повышении яйценоскости за 270 дней жизни на 1% она увеличивается за 500 дней жизни на 0,42%. Сопоставление R_{xy} и R_{yx} дает возможность заключить, что увеличение яйценоскости за 270 дней жизни в большей степени оказывает влияние на яичную продуктивность кур за 500 дней жизни, чем при обратном сравнении, что соответствует действительности.

Используя данные в таблице 5, вычислим величину коэффициента регрессии выводимости (x) по жизнеспособности (y) молодняка кур:

$$n = 12; \quad \sum x = 1034,4; \quad \sum y = 1081,5; \\ \sum x^2 = 89\,509,6; \quad \sum y^2 = 97\,865,7; \quad \sum xy = 93\,521,6,$$

тогда

$$R_{xy} = \frac{\sum xy - \frac{\sum x \sum y}{n}}{\sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n}} = \frac{93\,521,6 - \frac{1034,4 \cdot 1081,5}{12}}{97\,865,7 - \frac{(1081,5)^2}{12}} = \\ = \frac{296,3}{395,5} = 0,75\%.$$

Полученный коэффициент регрессии указывает на то, что с повышением выводимости на 1% жизнеспособность молодняка кур увеличивается в среднем на 0,75%.

ПРИНЦИПЫ ОЦЕНКИ ТОЧНОСТИ СТАТИСТИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН

Ошибка средней

Все средние выборочные величины имеют определенную ошибку или точность выборочного показателя, так как относятся не ко всей генеральной совокупности, а к

ее части. Так, живой массы 10 случайных них среднюю они несколько них можно по квадратическо же закономер обычного вари ных вариант.

Ошибка об тистической в Например, $m_{\bar{x}}$ ошибка средн ошибка коэфф

Ошибку сре σ муле $m_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$

арифметическо $\sigma = 0,15$ кг и n

кой живой мас

довательно, сре равна $1,86 \pm 0,0$ ной совокупнос средняя арифм быть не ниже $1 + 3 \cdot 0,015 = 1,9$

Ошибка ср с возрастанием с увеличением малом числе н ской в значител выборки $m_{\bar{x}}$ ее

Например, в 15 кур за месяц

ее части. Так, если определить среднюю арифметическую живой массы 1000 кур, а затем эту группу разбить на 10 случайных равных групп и вычислить для каждой из них среднюю и сравнить, то нетрудно будет заметить, что они несколько различаются между собой. Из этих средних можно построить вариационный ряд и найти среднее квадратическое отклонение, которое будет отражать те же закономерности, что и стандартное отклонение для обычного вариационного ряда, составленного для отдельных вариантов.

Ошибка обозначается буквой m с символом той статистической величины, для которой она вычисляется. Например, $m_{\bar{x}}$ — ошибка средней арифметической, m_{σ} — ошибка среднего квадратического отклонения, m_{C_v} — ошибка коэффициента изменчивости и т. д.

Ошибка средней арифметической определяют по формуле $m_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ и обычно записывают рядом со средней

арифметической $\bar{x} \pm m$. Для приведенного примера при $\sigma = 0,15$ кг и $n = 98$ голов ошибка средней арифметической живой массы кур составит $m = \frac{0,15}{\sqrt{98}} = 0,015$ кг. Сле-

довательно, средняя масса кур данной выборки будет равна $1,86 \pm 0,015$ кг. Средняя арифметическая генеральной совокупности составляет $\bar{x} \pm 3m$. Это означает, что средняя арифметическая по живой массе кур должна быть не ниже $1,86 - 3 \cdot 0,015 = 1,81$ кг и не выше $1,86 + 3 \cdot 0,015 = 1,90$ кг.

Ошибка средней арифметической увеличивается с возрастанием изменчивости признака и уменьшается с увеличением числа наблюдений. В связи с тем, что при малом числе наблюдений ошибка средней арифметической в значительной степени зависит от n , то для малой выборки $m_{\bar{x}}$ ее вычисляют по формуле:

$$m_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}}.$$

Например, в нашем примере (табл. 4) яйценоскость 15 кур за месяц составила 22,7 яйца, $\sigma = 2,55$, тогда

$$m_{\bar{x}} = \frac{2,55}{\sqrt{15-1}} = \pm 0,68.$$

Сравнение средних величин

В зоотехнической работе часто приходится сравнивать средние показатели двух вариационных рядов и устанавливать, насколько они существенно отличаются друг от друга. Так, оценивая петухов по качеству потомства, сравнивают показатели продуктивности потомства каждого производителя с продуктивностью матерей, сверстниц или со средней по линии; при изучении влияния напольного и клеточного содержания кур родительского стада на инкубационные качества яиц, сравнивают качество яиц, полученных от кур разного способа содержания. При решении таких вопросов сравнивают между собой две выборки, для которых вычисляют выборочные средние. Во всех случаях сопоставление этих выборочных средних между собой обычно показывает, что сравниваемые две величины имеют разное значение, которое может возникать по двум причинам:

1. Две выборки взяты из двух разных генеральных совокупностей, поэтому разница выборочных средних отражает разницу генеральных средних.

2. Две выборки взяты из одной генеральной совокупности, и разница выборочных средних является результатом случайных факторов.

Сравнивая две средние величины, сначала выдвигают предположение, что изучаемый нами фактор не оказывает никакого действия и $\bar{x}_1 - \bar{x}_2 = 0$. Это предположение называется нулевой гипотезой, проверка которой может дать один из двух результатов:

1) нулевая гипотеза отвергается; это значит, что сравниваемые выборки взяты из двух разных совокупностей;

2) нулевая гипотеза не отвергается, то есть возможно, что сравниваемые выборки относятся к одной совокупности.

Для решения вопроса о существенности или несущественности разницы между двумя средними арифметическими определяют критерий достоверности по формуле

$$t = \frac{\bar{x}_d}{m_d}$$
, то есть отношение разницы к ошибке, где \bar{x}_d равно разнице между средними — $\bar{x}_d = \bar{x}_1 - \bar{x}_2$, а $m_d = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ — общей ошибке обеих средних.

Пример. В
го и обратно
группы с кур
кладки от кро
массы и от кро

Определяем

Число степе
Найдем по
сравним его с в
=2,7 и $P_3=3,5$.
двумя выборочн

Если бы р
ет, что ее не
ошибка разни
степени завис
повторить на
Если $\mu_1 = \mu_2$,
му значению
ним, что при
гипотеза оста
нии выборки
чение или даж
вергается.

При изуче
групп, различ
ленным при
ошибку вычис

где q — числ
ошибку; n — ч

Пример. Если
ся, то для этого п

т :

Пример. В результате испытания двух кроссов кур — от прямого и обратного скрещивания кур линии Г московской породной группы с курами линии 5 породы белый леггорн — за год яйцекладки от кросса ♀5 × ♂Г ($n=31$) получено $14,16 \pm 0,176$ кг яичной массы ■ от кросса ♀Г × ♂5 ($n=26$) — $15,23 \pm 0,152$ кг яичной массы.

$$\text{Определяем } t = \frac{\bar{x}_d}{m_d} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = \frac{15,23 - 14,16}{\sqrt{0,152^2 + 0,176^2}} =$$

$$= \frac{1,07}{\sqrt{0,054}} = 4,6.$$

Число степеней свободы $\nu = 31 + 26 - 2 = 55$.

Найдем по таблице Стьюдента критерий достоверности t и сравним его с вычисленной величиной; t табличное для $P_1=2,0$; $P_2=2,7$ и $P_3=3,5$. Значит, найденная разница по яичной массе между двумя выборочными средними высокодостоверна.

Если бы разница не была доказана, то это не означает, что ее нет. Возможно, что разница существует, но ошибка разницы слишком велика, а она в значительной степени зависит от численности выборки. Поэтому можно повторить наблюдения, увеличив численность выборки. Если $\mu_1 = \mu_2$, то при увеличении выборки \bar{x}_1 и \bar{x}_2 по своему значению будут приближаться к генеральным средним, что приведет к уменьшению разницы d , и нулевая гипотеза останется в силе. Если $\mu_1 > \mu_2$, то при увеличении выборки разница может сохранить свое прежнее значение или даже увеличиться, и тогда нулевая гипотеза отвергается.

При изучении качественных признаков и сравнении групп, различающихся по соотношению особей с определенным признаком для абсолютного числа вариантов, ошибку вычисляют по формуле:

$$m = \sqrt{\frac{q(n-q)}{n}}$$

где q — число вариантов класса, для которого находят ошибку; n — число особей в выборке.

Пример. Если из 100 цыплят 89 рождаются быстрооперяющимися, то для этого признака

$$m = \sqrt{\frac{89(100-89)}{100}} = 3,13 \text{ цыпленка.}$$

По этой формуле можно рассчитать и ошибку для процентного соотношения вариантов. При этом вместо частоты особей класса берут величину процента. Тогда формула ошибки примет следующий вид:

$$m = \sqrt{\frac{q(100 - q)}{n}},$$

где q — процент особей в группе, для которой определяют ошибку; n — общее число птиц в выборке.

На практике часто приходится сравнивать средние большого числа групп, например, при определении скорости роста бройлеров от различных вариантов межпородного или межлинейного скрещивания или при оценке яичной продуктивности родительских линий и гибридов. В этих случаях пользуются критерием F , который получают дисперсионным анализом. На этом методе мы остановимся несколько позже.

Оценка точности коэффициента корреляции и регрессии

При вычислении коэффициента корреляции и регрессии, как и при вычислении других биометрических величин, используют случайные выборки. Поэтому для них также необходимо определять ошибку и степень достоверности.

Ошибку коэффициента корреляции вычисляют по формуле:

$$m_r = \sqrt{\frac{1 - r^2}{n - 2}},$$

где r^2 — выборочное значение коэффициента корреляции; n — число сравниваемых пар дат или число особей, у которых измеряем коррелируемые признаки. Если $r = 0,19$, а $n = 143$, тогда

$$m_r = \sqrt{\frac{1 - 0,19^2}{143 - 2}} = 0,083.$$

Критерий достоверности выборочного коэффициента корреляции определяют как отношение коэффициента корреляции к его ошибке, то есть $t_r = \frac{r}{m_r}$. Когда показатель точности превышает ошибку в 3 раза и более, то связь между признаками считается доказанной. Так, в приведенном выше примере при $r = 0,19$, $n = 143$ и $m_r =$

$=0,083$ критерий достоверности коэффициента корреляции будет равен:

$$t_r = \frac{0,19}{0,083} = 2,3; \quad (v = n - 2 = 143 - 2 = 141).$$

Стандартное значение критерия Стьюдента, найденное по таблице, $t_{st} = 2,0 - 2,6 - 3,4$, что свидетельствует о достоверности связи между изученными признаками при $P = 0,95$.

Ошибка коэффициента регрессии равна ошибке коэффициента корреляции, умноженной на отношение сигм:

$$m_R = \frac{\sigma_2}{\sigma_1} m_r = \frac{\sigma_2}{\sigma_1} \sqrt{\frac{1 - r^2}{n - 2}}$$

Используя данные предыдущих расчетов, где $\sigma_x = 4,75$ яйца, $\sigma_y = 10,5$ яйца, $r = 0,19 \pm 0,083$ и коэффициент регрессии $R_{yx} = 0,42$, определим ошибку коэффициента регрессии яйценоскости кур за 500 дней жизни по продуктивности за 270 дней жизни:

$$m_R = \frac{10,5}{4,75} \cdot 0,083 = 0,183.$$

Достоверность этого коэффициента регрессии определяют следующим образом:

$$t_R = \frac{0,42}{0,183} = 2,3; \quad (v = n - 2 = 143 - 2 = 141).$$

при стандартном значении критерия Стьюдента $t_{st} = 2,0 - 2,6 - 3,4$. Вычисления показывают, что критерий достоверности коэффициента регрессии равен критерию достоверности коэффициента корреляции.

ОСНОВЫ ДИСПЕРСИОННОГО АНАЛИЗА

Дисперсионный анализ — важный раздел математической статистики, получивший широкое применение в биологических исследованиях, в том числе и в племенном птицеводстве. Несмотря на ряд недостатков методического характера, дисперсионный анализ используют при определении коэффициента наследуемости, оценки производителей по качеству потомства, общей и специфической

комбинационной способности, показателей силы влияния с выявлением доли генотипической и паратипической изменчивости в общей фенотипической изменчивости, достоверности влияния по факторам, вплоть до составления комплекса селекционно-генетических программ для обработки данных племенного учета на электронно-вычислительных машинах.

При проведении дисперсионного анализа пользуются следующими терминами и величинами:

C_y — общая дисперсия (показатель, которым измеряют разнообразие признака, возникающего под влиянием всех факторов);

C_x — частная, или факториальная, дисперсия (показатель, которым измеряют разнообразие, возникающее под влиянием факторов, изучаемых и контролируемых в опыте);

C_e — случайная, или остаточная, дисперсия (показатель неучтенных факторов, которые не учитывают и не контролируют в опыте, но оказывают влияние на изменчивость признака).

Определение дисперсии C_y строится на вычислении суммы квадратов отклонений вариантов от общей средней $(x - \bar{x}_0)^2$, C_x — на вычислении суммы квадратов отклонений групповых средних от общей средней $(\bar{x}_i - \bar{x}_0)^2$, а C_e — на вычислении суммы квадратов отклонений вариантов от групповых средних $(x - \bar{x}_i)^2$. В приведенных уравнениях x означает варьирующий признак, \bar{x}_0 — общую среднюю, \bar{x}_i — групповую среднюю. Другие величины, используемые в дисперсионном анализе: степени свободы для общей дисперсии (v_y), для факториальной дисперсии (v_x) и для остаточной дисперсии (v_e); варианты или взвешенные дисперсии (σ^2): общая $\sigma_y^2 = \frac{C_y}{v_y}$; факториальная $\sigma_x^2 = \frac{C_x}{v_x}$; остаточная $\sigma_e^2 = \frac{C_e}{v_e}$. Отсюда, доля изменчивости, обусловленная влиянием изучаемого фактора, равна $\eta_x^2 = \frac{C_x}{C_y}$, а всех других (случайных) $\eta_e^2 = \frac{C_e}{C_y}$.

Дисперсионный анализ требует построения опыта методом рендомизированных блоков, когда группы животных формируют по типу аналогов. При таком построении опыта схема дисперсионного анализа предусматривает исключение из общего объема вариации тех колебаний,

которые обус-
группам жив-
Рендомизир-
зываемого ст-
го может быть
симости от чи-
а также от чи-
ема выборки.

Градацией
ных, относящ-
фактора. Это
дочерей одног-

Полученны-
могут быть ра-
и на тот уров-
подвергались

При состав-
ющего в себя
лиз нельзя вк-
между собой
связи.

На результ-
яние оказыва-
рые всегда дей-
стно с учетом
мер, яичная п-
числа причин
вклада матер-
других. На фо-
ния, которые в-
но сделать ра-
особей сходно-
дений диспер-
уровень и спе-
образующих н-
тативный при-
Т

Дисперсион-
быть однофак-
а в зависимост-
ний по града-
(ортogonalьн-

которые обусловлены индивидуальными различиями по группам животных.

Рендомизированные блоки оформляют в виде так называемого статистического комплекса, структура которого может быть более простой или более сложной, ■ зависимости от числа изучаемых организованных факторов, а также от числа градаций по каждому фактору ■ от объема выборки.

Градацией обычно называют совокупность переменных, относящихся к одному значению организованного фактора. Это может быть, например, совокупность всех дочерей одного производителя или одной самки.

Полученные итоговые данные дисперсионного анализа могут быть распространены только на тот тип комплекса и на тот уровень градаций и объем выборки, которые подвергались обработке.

При составлении статистического комплекса, включающего в себя несколько организованных факторов, в анализ нельзя включать такие факторы, которые находятся между собой в корреляционной или функциональной связи.

На результаты дисперсионного анализа большое влияние оказывают неучтенные и случайные факторы, которые всегда действуют на результативный признак совместно с учтенными (организованными факторами). Например, яичная продуктивность кур зависит от большого числа причин — влияния производителя, генетического вклада матерей, способа разведения, сочетаемости пар и других. На фоне разных условий кормления и содержания, которые входят в состав неучтенных факторов, можно сделать различные выводы о яичной продуктивности особей сходной племенной ценности. Поэтому при проведении дисперсионного анализа необходимо учитывать уровень и специфику возможного воздействия причин, образующих неучтенные и случайные факторы, на результативный признак.

Типы дисперсионных комплексов

Дисперсионные комплексы по своей структуре могут быть однофакторные, двухфакторные и многофакторные, а ■ зависимости от соотношения между числом наблюдений по градациям они подразделяются на равномерные (ортогональные), пропорциональные и неравномерные.

Для равномерных комплексов характерно одинаковое число наблюдений во всех градациях. В пропорциональных комплексах соотношение между числом наблюдений по градациям одного фактора такое же, как и соотношение между числом наблюдений по градациям другого фактора. В неравномерных комплексах число наблюдений во всех градациях разное и непропорциональное.

В работах по генетике и селекции часто используют так называемые иерархические комплексы, в которых градации одного фактора жестко соподчинены с градациями другого, образуя единую и вполне определенную взаимобусловленную последовательность. Например, иерархическими градациями в таком комплексе могут быть связи между особями в родословной отец — мать — потомки. В связи с этим в иерархических комплексах возникает связь между факторами и между градациями одного фактора с градациями других факторов, что изменяет характер варьирования результативного признака. Поэтому обработка иерархических комплексов имеет свою специфику по сравнению с обработкой в обычных комплексах.

Поясним статистические комплексы разного типа на примерах. Изучается степень влияния производителей на яйценоскость дочерей. При этом яйценоскость каждой дочери можно записать в виде суммы двух слагаемых:

$$x_{ai} = \bar{x} + \sigma_{\varphi ai},$$

где x_{ai} — яйценоскость i -той дочери от a -того производителя; \bar{x} — средняя яйценоскость кур по выборке, а $\sigma_{\varphi ai} = x_{ai} - \bar{x}$, то есть отклонению каждого варианта от выборочной средней. Величина этого отклонения зависит от большого числа факторов, но нас интересует только оценка влияния производителей, тогда $\sigma_{\varphi ai}$ можно записать как

$$\sigma_{\varphi ai} = A_a + e_{ai},$$

где A_a — отклонение от средней выборочной, вызванное влиянием генотипа a -того производителя, а e_{ai} — отклонение яйценоскости i -той дочери a -того производителя, обусловленное всеми остальными, не контролируемыми в работе причинами. Тогда яйценоскость каждой дочери можно записать так:

$$x_{ai} = \bar{x} + A_a + e_{ai}.$$

Такая модель называется однофакторной, в ней из всех возможных факторов, влияющих на x_{ai} , выделен один — фактор A , который для разных производителей принимает конкретные значения A_a .

В тех случаях, когда требуется изучить действие двух факторов одновременно, анализируют двухфакторные дисперсионные комплексы, организацию которых можно показать на следующем примере.

Пример. Селекционеру требуется исследовать влияние отцовского и материнского организмов на яйценоскость дочерей, тогда их продуктивность можно представить в виде $x_{abi} = \bar{x} + A_a + B_b + V_{ab} + e_{abi}$, где x_{abi} — яйценоскость i -той дочери от b -той матери и a -того отца; A_a , B_b — отклонения x_{abi} от выборочной средней, вызванное влиянием генотипов a -того производителя и b -той матери; e_{abi} — отклонение x_{abi} от выборочной средней за счет всех неконтролируемых в исследованиях причин; V_{ab} — отклонение x_{abi} от выборочной средней, вызванное специфическим взаимодействием a -того производителя с b -той матерью. Такая модель называется двухфакторной.

Если взять и выделить из e_{abi} еще отклонения, вызванные разными способами содержания или кормления, то можно построить трех- и многофакторные модели.

Количество организационных факторов в каждом конкретном случае определяется целью исследований и теми возможностями, которые заложены в самой изучаемой совокупности.

Способы уменьшения объема вычислительных работ

При решении дисперсионных комплексов вначале проводят подготовительную работу. Для уменьшения объема вычислительных работ неудобные для счета значения результативного признака (многозначные, дробные) могут быть преобразованы в малозначные или целые числа. Это можно сделать несколькими способами. Во-первых, делением на одно и то же число (A) всех вариантов выборки. Если деление происходит с изменением единиц измерения, то конечные результаты не требуют никаких поправок. При сохранении единиц измерения полученные после такого преобразования S и σ надо умножить на A^2 , а \bar{x} на A . Во-вторых, умножением на одно и то же число A всех значений выборки, выраженных, например, дробными числами — 0,042; 0,125, чтобы иметь целые числа, удобные для обработки. Поправки в конечные результаты

при таком преобразовании будут обратными тем, которые были в предыдущем случае. Третий способ — от всех значений можно отнять одно и то же число A . Например, при анализе годовой яйценоскости кур от значения признака можно вычесть число 200, что значительно снизит имеющееся разнообразие показателя. Поправку в окончательный результат при этом способе преобразования требуется вносить только для средней арифметической (\bar{x}): нужно прибавить число A . Дисперсия, средний квадрат, показатель силы влияния и критерий достоверности получаются точными в первоначальных единицах и поправок не требуют. Четвертый способ (двойное преобразование) — вычитание из всех значений числа A с последующим делением каждого результата на другое постоянное число A_1 . Преобразование результатов — S и σ умножают на A_1^2 , а x — на A_1 и прибавляют A .

Сделав соответствующие преобразования данных, если в этом имеется необходимость, приступают к расчету вспомогательных величин.

Анализ однофакторных дисперсионных комплексов

К однофакторным дисперсионным комплексам относятся те комплексы, в которых доли разнообразия зависят от одного фактора. Это могут быть другие признаки той же особи, различные условия содержания, кормления или различные биологически активные вещества.

Для рассмотрения однофакторного комплекса составим расчетную таблицу (табл. 7), в которой в качестве примера изучим влияние уровня протеина в кормосмесях на прирост живой массы цыплят бройлеров.

Следовательно, здесь изучаемый фактор — уровень протеина его градациями будут рационы, различающиеся по содержанию протеина (возьмем четыре градации). Для каждой градации по типу аналогов комплектуем группы цыплят по 30 голов. Рассмотрение частных средних указывает на заметное влияние изучаемого фактора на разнообразие результативного признака, что дает основание рассчитывать показатели дисперсионного анализа.

Общую дисперсию — S_y , представляющую собой сумму квадратов центральных отклонений признака (живой массы цыплят), находим по формуле:

Однофакторный дисперсионный комплекс		
Живая масса цыплят (г)	1	2
1,2	10	10
1,3	10	10
1,4	4	12
1,5	—	3
1,6	—	—
Объем градаций n	30	30
Σx по градациям разна $\Sigma(x)$	40,2	42,8
Частные средние $\bar{x}_i = \frac{\Sigma x}{n}$	1,34	1,43
$\frac{(\Sigma x)^2}{n}$	53,9	61,1
$\Sigma x^2 = \Sigma x_i^2$	54,14	61,44
$S_y = \Sigma \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{N}$		
В этой формуле значения Σx^2 и $(\Sigma \Sigma x)^2$ суммируются по квадратам всех дат по фактору.		
Факториальную дисперсию находим из следующей формулы:		
$S_x = \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} - \frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{N}$		
Остаточную (внутригрупповую) дисперсию находим из следующей формулы:		
$S_e = \Sigma \Sigma x^2 - \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n}$		

ТАБЛИЦА 7

Однофакторный равномерный дисперсионный комплекс

Живая масса (х) цыплят (кг)	Рационы (градации)				Число градаций $l=4$
	1	2	3	4	
1,2	6	3	1	—	
1,3	10	4	5	3	
1,4	10	8	10	3	
1,5	4	12	9	12	
1,6	—	3	5	12	
Объем градаций n	30	30	30	30	$N = \Sigma n = 120$
Σx по градациям равна $\Sigma f x$	40,2	42,8	43,2	45,3	$\Sigma \Sigma x = 171,5$
Частные средние $\bar{x}_l = \frac{\Sigma x}{n}$	1,34	1,43	1,44	1,51	$\bar{x} = \frac{\Sigma \Sigma x}{N} = \frac{171,5}{120} = 1,43$
$\frac{(\Sigma x)^2}{n}$	53,9	61,1	62,2	68,4	$\Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 245,6$
$\Sigma x^2 = \Sigma x^2 f$	54,14	61,44	62,54	68,67	$\Sigma \Sigma x^2 = 246,79$

$$C_y = \Sigma \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{N} = 246,79 - \frac{(171,5)^2}{120} = 1,69.$$

В этой формуле значение $(\Sigma \Sigma x^2)$ получают возведением ■ квадрат всех дат по градациям с последующим их суммированием.

Факториальную дисперсию — C_x , характеризующую влияние изучаемого фактора (уровня протеина) на изменчивость живой массы цыплят определяем по формуле:

$$C_x = \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} - \frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{N} = 245,6 - \frac{(171,5)^2}{120} = 0,5.$$

Остаточную (внутригрупповую) дисперсию — C_e , обусловленную влиянием неучтенных ■ эксперименте факторов находим из следующего уравнения:

$$C_e = \Sigma \Sigma x^2 - \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 246,79 - 245,6 = 1,19.$$

Таким образом, показатель общего разнообразия (C_y) разложен на две составляющих его компонента: разнообразие, зависящее от изучаемого фактора (уровня протеина), и остаточную изменчивость, определяемую совокупностью других факторов (C_e). Для комплексов всех типов обязательно $C_y = C_x + C_e$, то есть общая дисперсия складывается из суммы общefакториальной и случайной дисперсии. В нашем примере $1,69 = 0,5 + 1,19$.

На основании трех дисперсий однофакторного комплекса рассчитывают два заключительных показателя дисперсионного анализа — показатель силы влияния и показатель достоверности влияния.

Чтобы определить долю влияния изучаемого фактора, вначале находят выборочные оценки (S_a^2 и S_e^2) соответствующих дисперсий σ_a^2 и σ_e^2 . Необходимость подобных вычислений обусловлено тем, что в исследованиях мы всегда имеем дело не с генеральной совокупностью, а с выборкой, и поэтому значения σ_a^2 и σ_e^2 оценивают выборочной дисперсией:

$$S_x^2 = \frac{C_x}{l-1} = \frac{0,5}{4-1} = 0,17; S_e^2 = \frac{C_e}{l(n-1)} = \frac{1,19}{4(30-1)} = 0,01,$$

тогда оценка факториальной дисперсии

$$S_a^2 = \frac{S_x^2 - S_e^2}{n} = \frac{0,17 - 0,01}{30} = 0,005.$$

Отсюда показатель силы влияния

$$r_w = \frac{S_a^2}{S_a^2 + S_e^2} = \frac{0,005}{0,005 + 0,01} = 0,33.$$

Значит, разнообразие по живой массе цыплят в данном примере на 33% обусловлено влиянием уровня протеина в рационе и на 67% — другими факторами (энерго-протеиновым соотношением, аминокислотным составом, витаминами, минеральными веществами и т. д., которые нами не изучались). Зная силу влияния фактора можно рассчитать экономическую эффективность использования

Определим достоверность сделанных выводов:

$$F = \frac{0,17}{0,01} = 17 \text{ при } F_{\text{таб}} = 5,8 - 3,9 - 2,7$$

$$\text{для } v_1 = 4 - 1 = 3 \text{ и } v_2 = 120 - 4 = 116.$$

Рассмотрим этот случай и
Изучается влияние плотности
белый леггорн на прирост жив

Однофакторный неравно

Живая масса (х) молодняка (кг)	Плотн (гр)
1,5	10
1,6	2
1,7	6
1,8	12
1,9	10
$\Sigma x = \Sigma ix$	30
$\bar{x} = \frac{\Sigma x}{n}$	54,0
$\frac{(\Sigma x)^2}{n}$	1,8
$\Sigma x^2 = \Sigma x^2_i$	97,2
Получив вспомога	97,44

Установлено достоверное влияние уровня протеина на живую массу цыплят.

Таким образом, выборочные варианты (средние квадраты) по воздействующим факторам являются дисперсиями, взвешенными на соответствующее число степеней свободы. При вычислении дисперсий не учитывается число степеней свободы, которые определяют при какой величине выборки варьирует результативный признак в той или иной системе статистического комплекса. Поэтому между равномерными и неравномерными комплексами, с которыми часто приходится иметь дело в биологических исследованиях, существуют различия, затрагивающие порядок вычисления показателя силы влияния, в частности, подсчета оценки факториальной вариации S^2_a . Это связано с тем, что в неравномерных комплексах частоты в градациях отличаются разной повторностью.

Рассмотрим этот случай на конкретном примере.

Изучается влияние плотности посадки молодняка кур породы белый леггорн на прирост живой массы (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Однофакторный неравномерный дисперсионный комплекс

Живая масса (x) молодняка (кг)	Плотность посадки (градации)			Число градаций $l=3$
	10	12	14	
1,5	—	2	4	
1,6	2	4	10	
1,7	6	13	18	
1,8	12	9	5	
1,9	10	8	2	
	30	36	39	$N = 105$
$\Sigma x = \Sigma fx$	54,0	62,9	65,4	$\Sigma \Sigma x = 182,3$
$\bar{x} = \frac{\Sigma x}{n}$	1,8	1,75	1,68	$\bar{x} = \frac{\Sigma \Sigma x}{N} = \frac{182,3}{105} =$ $= 1,74$
$\frac{(\Sigma x)^2}{n}$	97,2	109,9	109,7	$\Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 316,8$
$\Sigma x^2 = \Sigma x^2 f$	97,44	110,36	110,04	$\Sigma \Sigma x^2 = 317,84$

Получив вспомогательные величины, определим дисперсии.

Факториальную

$$C_x = \sum \frac{(\sum x)^2}{n} - \frac{(\sum \sum x)^2}{N} = 316,8 - \frac{(182,3)^2}{105} = 316,8 - 316,5 = 0,3.$$

Общую дисперсию

$$C_y = \sum \sum x^2 - \frac{(\sum \sum x)^2}{N} = 317,8 - 316,5 = 1,34.$$

По разности между общей и факториальной дисперсиями находим остаточную (внутригрупповую) дисперсию $C_e = C_y - C_x = 1,34 - 0,3 = 1,04$. Затем находим выборочные варианты

$$S_x^2 = \frac{C_x}{l-1} = \frac{0,3}{3-1} = 0,15; \quad S_e^2 = \frac{C_e}{N-l} = \frac{1,04}{105-3} = 0,01.$$

По отношению к выборочным вариансам устанавливаем достоверность:

$$F = \frac{S_x^2}{S_e^2} = \frac{0,15}{0,01} = 15 \text{ при } \nu_1 = l-1 = 3-1 = 2 \text{ и}$$

$$\nu_2 = N-l = 105-3 = 102 \quad F_{\text{таб}} = 7,4 - 4,8 - 3,1.$$

Дальше порядок расчета в неравномерном комплексе в сравнении с равномерным меняется. Это изменение сводится в основном к оценке факториальной дисперсии S_a^2 , которая используется при определении силы влияния фактора. Вместо формулы $S_a^2 = \frac{S_x^2 - S_e^2}{n}$

$$\text{используют формулу } S_a^2 = \frac{S_x^2 - S_e^2}{n_0},$$

где n_0 — усредненное значение повторности в каждой градации. Для подсчета n_0 применяют формулу:

$$n_0 = \frac{1}{l-1} \left(N - \frac{\sum n^2}{N} \right) = \frac{1}{3-1} \left(105 - \frac{30^2 + 36^2 + 39^2}{105} \right) = \\ = \frac{1}{2} (105 - 35,4) = 34,8.$$

$$S_a^2 = \frac{S_x^2 - S_e^2}{n_0} = \frac{0,15 - 0,01}{34,8} = 0,004.$$

Теперь можно определить показатель силы влияния

$$r_w = \frac{S_a^2}{S_a^2 + S_e^2} = \frac{0,004}{0,004 + 0,01} = 0,29.$$

На основании проведенного анализа можно заключить, что разнообразие молодняка кур в данном опыте на 29% зависело от плотности посадки. Остальные 71% разнообразия определяют другими причинами, которые в работе не изучались.

Сравнение частных средних дисперсионного комплекса

В практической работе иногда селекционеру требуется сравнить две какие-либо частные средние внутри дисперсионного анализа и установить достоверность разности между этими средними. Это можно осуществить, используя коэффициент Фишера (F) и таблицу теоретических величин.

Достоверность разности между средними арифметическими по методу Фишера для равномерных комплексов определяют по формуле $F = \frac{d^2}{S_e^2} \cdot \frac{n}{2}$ и для неравномер-

ных — по формуле $F = \frac{d^2}{S_e^2} \cdot \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2}$,

где d — разность между сравниваемыми частными средними ($\bar{x}_1 - \bar{x}_2$); S_e^2 — выборочная вариация по неучтенным (случайным) факторам; n_1 и n_2 — число наблюдений в сравниваемых группах комплекса.

В качестве примера сравним частные средние живой массы молодняка кур при плотности посадки 10 и 14 голов в клетке. Данные получены при обработке неравномерного дисперсионного комплекса (см. табл. 8).

$$F = \frac{d^2}{S_e^2} \cdot \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} = \frac{(1,8 - 1,68)^2}{0,01} \cdot \frac{30 \cdot 39}{30 + 39} =$$

$$= \frac{0,014}{0,01} \cdot 17,0 = 23,0.$$

Находим теоретические значения F при $v_1 = 1$ и $v_2 = N - 1 = 105 - 3 = 102$. Они оказываются меньше найденного (11,5—6,9—3,9), что свидетельствует о достоверной разности живой массы молодняка кур при плотности посадки 10 и 14 голов в клетке.

Необходимо отметить, что сравнение частных средних внутри одного комплекса имеет смысл только при фиксированных факторах, так как если рассматривается модель со случайными факторами, то нельзя говорить о достоверной разности между грациями фактора. Это связано с тем, что все особи выбраны случайно из одной и той же генеральной совокупности, а потому и различия между ними могут быть тоже случайными. Поэтому в каждом конкретном случае вопрос этот должен решаться исходя из целей исследований. Так, если дисперсионный

анализ используют для сравнительной оценки производителей по качеству потомства, то, естественно, генетический вклад каждого производителя необходимо считать фактором фиксированным. Здесь оценивается вклад каждого производителя по средней его дочерей, что соответствует средней по градации. Сравнение этих оценок позволяет проранжировать изучаемую группу производителей и отобрать из нее улучшателей.

Однако, если эту же группу производителей использовать, например, для решения вопроса о их влиянии на генотипическое разнообразие потомства, тогда взятая группа производителей будет считаться репрезентативной выборкой из генеральной совокупности и сравнение производителей между собой уже не представляется возможным. Полученный при этом коэффициент внутриклассовой корреляции служит показателем силы влияния производителей на генетическое разнообразие потомства.

Двухфакторный дисперсионный анализ

При организации двух- и многофакторных комплексов свободный выбор факторов для исследования ограничен требованием полной независимости их между собой. Для таких комплексов нельзя в качестве двух факторов брать признаки, которые коррелируют друг с другом, например живая масса и масса яиц, яйценоскость и масса яиц, оплодотворенность и выводимость яиц и другие.

Независимыми могут быть факторы, обуславливающие микроклимат, пол животных, уровень и тип кормления, различные биостимуляторы.

В двухфакторных комплексах каждый фактор разделяется на градации с таким расчетом, чтобы для каждой градации первого фактора было включено такое же число одинаковых градаций второго фактора. Организованные правильно двухфакторные комплексы позволяют выявить не только долю влияния каждого фактора, но и долю их совместного влияния — C_{AB} . Эта дисперсия не результат простой суммы действия обоих факторов, включенных в анализ, а результат совместного воздействия обоих факторов, то есть взаимодействия AB . Поэтому в двухфакторных комплексах факториальная дисперсия C_x разлагается на три составляющие дисперсии:

$$C_x = C_A + C_B + C_{AB}.$$

В двухфакторных комплексах число дат по градациям факторов может быть распределено поровну, пропорционально или неравномерно. В соответствии с этим комплексы бывают равномерными, пропорциональными и неравномерными.

В равномерных и пропорциональных комплексах дисперсию C_{AB} определяют разностью: $C_{AB} = C_x - C_A - C_B$. В неравномерных комплексах вычисление дисперсий приобретает свою специфическую особенность и равенство $C_x = C_A + C_B + C_{AB}$ теряет свою силу. Поэтому в неравномерных комплексах нельзя вычислить величину C_{AB} разностью этих дисперсий. Для неравномерных комплексов остаются в силе только равенство $C_y = C_x + C_e$ и соответствующие формулы C_y , C_x и C_e , расчет которых производят так же, как и в однофакторных комплексах.

Следует отметить, что пока еще не разработаны достаточно точные способы анализа неравномерных комплексов, что затрудняет работу с такими комплексами, и в результате получают часто менее точные данные, чем при обработке равномерных или пропорциональных комплексов.

Рассмотрим на конкретном примере технику анализа двухфакторных равномерных комплексов.

Пример На двух рационах с различной питательной ценностью изучается влияние разных добавок жира на прирост живой массы цыплят-бройлеров. Питательная ценность рационов (первый фактор A) представлена двумя градациями (A_1 и A_2). Добавки жира (второй фактор B) испытывались в трех дозах (градациях) — 2% — B_1 , 3% — B_2 и 5% — B_3 . Результативным признаком была живая масса цыплят-бройлеров. Число цыплят (повторностей) в каждой градации равно 40. Техника анализа приведена в таблице 9.

Разные градации второго фактора (B_1 , B_2 , B_3) оказали влияние на частные средние живой массы цыплят (табл. 9). Существуют некоторые различия в частных средних и по первому фактору $\bar{x}_{A_1} = 1,49$ и $\bar{x}_{A_2} = 1,44$. Наличие разнообразия по живой массе цыплят в связи с полноценностью рациона и количеством добавок жира позволяет перейти к установлению силы влияния факторов и достоверности влияния.

Вначале рассчитывают дисперсии

$$C_y = \sum \sum \sum x^2 - \frac{(\sum \sum \sum x)^2}{N} = 522,65 - \frac{(352,1)^2}{240} = 522,65 - 516,56 = 6,09;$$

$$C_x = \sum \sum \frac{(\sum x)^2}{n} - \frac{(\sum \sum \sum x)^2}{N} = 518,02 - 516,56 = 1,46;$$

$$C_e = \sum \sum \sum x^2 - \sum \sum \frac{(\sum x)^2}{n} = 522,65 - 518,02 = 4,63,$$

ТАБЛИЦА 9

Двухфакторный равномерный дисперсионный комплекс

Двухфакторный равномерный дисперсионный анализ							
Живая масса цыплят (кг)	Рационы (фактор A)						$l_A=2$
	A_1			A_2			
	Добавки жира (фактор B)						$l_B=3$
	B_1	B_2	B_3	B_1	B_2	B_3	
1,3	16	3	1	20	7	4	
1,4	15	8	3	16	12	7	
1,5	6	14	8	3	10	10	
1,6	3	12	18	1	6	13	
1,7	—	3	10	—	4	6	
n	40	40	40	40	40	40	$N=240$
$\Sigma x = \Sigma fx$	55,6	60,4	63,3	54,5	57,3	61,0	$\Sigma \Sigma \Sigma x = 352,1$
$\bar{x}_i = \frac{\Sigma x}{n}$	1,39	1,51	1,58	1,36	1,43	1,53	$\bar{x} = \frac{352,1}{240} = 1,47$
$\frac{(\Sigma x)^2}{n}$	77,28	91,2	100,17	74,26	82,08	93,03	$\Sigma \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 518,02$
Σx^2	77,62	91,64	100,55	74,47	84,77	93,6	$\Sigma \Sigma \Sigma x^2 = 522,65$

Случайную
и $C_y - C_x = 6,0$
числяют по формуле

$$C_A = \sum$$

+

+

Дисперсию

$$C_B = \sum$$

$$+ \frac{(60,4 + 57,3 + 40 + 40)}{40 + 40}$$

+

Дисперсию
разности:

$$C_{AB} =$$

Сделав раз-
факторов.
Влияние п-
ности):

Влияние в

Случайную дисперсию (C_e) можно также определить по разности $C_y - C_x = 6,09 - 1,46 = 4,63$. Дисперсию по первому фактору вычисляют по формуле:

$$C_A = \sum \frac{(\sum \Sigma x)^2}{\sum n} - \frac{(\sum \Sigma \Sigma x)^2}{N} = \frac{(55,6 + 60,4 + 63,3)^2}{40 + 40 + 40} +$$

$$+ \frac{(54,5 + 57,3 + 61,0)^2}{40 + 40 + 40} - 516,56 = \frac{179,3^2}{120} +$$

$$+ \frac{172,8^2}{120} - 516,56 = 516,73 - 516,56 = \underline{0,17}.$$

Дисперсию по второму фактору C_B находят из уравнения:

$$C_B = \sum \frac{(\Sigma x_i + \Sigma x_j)^2}{n_i + n_j} - \frac{(\sum \Sigma \Sigma x)^2}{N} = \frac{(55,6 + 54,5)^2}{40 + 40} +$$

$$+ \frac{(60,4 + 57,3)^2}{40 + 40} + \frac{(63,3 + 61,0)^2}{40 + 40} - 516,56 = 151,52 + 173,17 +$$

$$+ 193,13 - 516,56 = 517,82 - 516,56 = \underline{1,26}.$$

Дисперсию по взаимодействию обоих факторов определяют по разности:

$$C_{AB} = C_x - C_A - C_B = 1,46 - 0,17 - 1,26 = 0,03.$$

Сделав расчет дисперсий, вычисляют показатели силы влияния факторов.

Влияние первого фактора (рационов разной питательной ценности):

$$r_{w_A}^2 = \frac{C_A}{C_y} = \frac{0,17}{6,09} = 0,028 (2,8\%).$$

Влияние второго фактора (разные добавки жира):

$$r_{w_B}^2 = \frac{C_B}{C_y} = \frac{1,26}{6,09} = 0,207 (20,7\%).$$

Силу влияния взаимодействия факторов:

$$r_{w_{AB}}^2 = \frac{C_{AB}}{C_y} = \frac{0,03}{6,09} = 0,005 (0,5\%).$$

Суммарное действие обоих организованных факторов:

$$r_{wx}^2 = \frac{C_x}{C_y} = \frac{1,46}{6,09} = 0,24 \text{ (24\%)}$$

Влияние неучитываемых ■ исследованиях факторов:

$$r_{we}^2 = \frac{C_e}{C_y} = \frac{4,63}{6,09} = 0,76 \text{ (76\%)}$$

Общее суммарное действие всех факторов определяют по сумме

$$r_{wy}^2 = r_{wx}^2 + r_{we}^2 = 0,24 + 0,76 = 1 \text{ (100\%)}$$

Разложение общего влияния на суммарное влияние организованных и неорганизованных факторов и частные влияния факторов позволило установить, что действие добавок разного количества жира в рацион на увеличение живой массы цыплят на 21% зависело от этого фактора и совсем незначительно от питательной ценности рациона и взаимодействия обоих факторов. Следовательно, добавки жира в рацион цыплят будут эффективны при любой питательной ценности рациона. Остается определить только достоверность влияния факторов.

Достоверность влияния при анализе двухфакторных комплексов определяют так же, как ■ при анализе однофакторных комплексов, то есть по критерию Фишера, указывающему, во сколько раз варианса данного влияния превышает случайную вариансу (σ_e^2), с последующей оценкой по стандартному критерию, с учетом двух степеней свободы изучаемого влияния. Результаты определения достоверности влияния для данного примера сведены в таблице 10.

ТАБЛИЦА 10
Расчет показателей достоверности влияния ■ двухфакторном равномерном дисперсионном комплексе

Разно- обра- зие	Значение диспер- сий	Степени свободы ν	Вариансы $\sigma_i^2 = \frac{C_i}{\nu_i}$	$F_i = \frac{\sigma_i^2}{\sigma_e^2}$	$F_{\text{табл}}$ при P 0,5—0,99— —0,999
C_A	0,17	1	0,17	8,5	3,9—6,8—11,2
C_B	1,26	2	0,63	31,5	3,0—4,7—7,2
C_{AB}	0,03	2	0,015	0,79	3,0—4,7—7,2
C_x	1,46	5	0,292	14,8	2,3—3,2—4,3
C_e	4,63	234	0,020	—	— — —
C_y	6,09	239	0,025	—	— — —

Определение числа степеней свободы по факторам: $\nu_A = l_A - 1 = 2 - 1 = 1$; $\nu_B = l_B - 1 = 3 - 1 = 2$; $\nu_{AB} = \nu_A \nu_B = 1 \cdot 2 = 2$;

$$v_x = l_A l_B - 1 = 2 \cdot 3 - 1 = 5; \quad v_e = N - l_A l_B = 240 - 2 \cdot 3 = 234;$$

$$v_y = N - 1 = 240 - 1 = 239.$$

При определении достоверности влияния каждую факториальную вариацию (σ_A , σ_B , σ_{AB} , σ_x) сравнивают с σ_e . Например,

$$F_A = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_e^2} = \frac{0,17}{0,02} = 8,5; \quad F_B = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_e^2} = \frac{0,63}{0,02} = 31,5 \text{ и т. д.}$$

Анализ достоверности влияния факторов показал, что влияние первого фактора (рационов разной питательной ценности) достоверно с вероятностью от 95 до 99%, ■ взаимодействия факторов (питательной ценности рационов и разных доз добавок жира) оказались недостоверными. Значит, сделанный вывод о влиянии этих факторов на живую массу цыплят остается в силе.

При невозможности организовать равномерный двухфакторный комплекс применяют неравномерные комплексы. В этом случае точность всех расчетов вплоть до определения критерия достоверности влияния факторов остается такой же, как и в случае равномерных комплексов. Однако при вычислении оценок факториальных вариаций для определения показателя силы влияния факторов пользуются приближенными расчетами. Использование иерархического комплекса с двумя организованными факторами дополнительно исключает возможность определения взаимодействия между факторами. Методика расчетов неравномерных иерархических комплексов подробно будет изложена при изучении вопросов, касающихся определения наследуемости признаков, оценки производителей по качеству потомства и комбинационной способности.

В заключение следует отметить, что успешное применение дисперсионного анализа в основном зависит от правильной организации комплексов, а сделанные выводы могут распространяться только на тот материал, на котором проведены исследования.

Вычисление оценок факториальных вариаций и показателей силы влияния целесообразно проводить только после того, как доказана достоверность влияния. Если влияние недостоверно, при достаточном числе выборки можно утверждать об отсутствии влияния данного фактора. Однако в некоторых случаях, когда вычисленный критерий ненамного меньше первого порога достоверности (95%-ной границы), вычислять показатель силы влияния можно, но надо учитывать возможные ошибки такого определения.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДОВАНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННО-ПОЛЕЗНЫХ ПРИЗНАКОВ

МЕНДЕЛЕВСКИЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ

Наследование — передача наследственной информации признаков и свойств в процессе размножения от одного поколения организмов другому. Значение закономерностей наследования признаков позволяет раскрывать сущность наследственности — материальной и функциональной преемственности между поколениями организмов.

Для выяснения особенностей наследования признаков используют обычно гибридов первого и второго поколений, реже третьего. С целью изучения состава гамет гибридов прибегают к скрещиванию гибридов первого поколения с той из родительских форм, признак которой в первом поколении не проявился. Такое скрещивание получило название обратного, или анализирующего. Оно играет важную роль в установлении закономерностей наследования признаков.

Г. Мендель экспериментально доказал принцип генной информации наследственных признаков и сформулировал законы, относящиеся к процессу наследования и принципу наследственности. К законам наследования относятся закон единообразия или однородности, закон расщепления наследственных признаков в потомстве гибрида и закон независимого комбинирования генов. Особый интерес для практики племенного дела представляет закон независимого распределения или новых комбинаций генов, когда при скрещивании родительских пар, различающихся по двум или большему числу пар признаков, наследственные задатки не зависят друг от друга и могут свободно комбинироваться. В результате возникают новые комбинации признаков, не встречающиеся ни у одного из родителей. Закон независимой комбинации генов

(и признаков) с
к разным групп
Теоретическ
передачи насле
зволюли сформ
ности.

Первый зако
ственной детер
в основе теории

Второй зако
наследственной

Третий зако
минантность и р

Гены располо
ген занимает о
характерен сво
го вида ограни
витием призна
мосома содержи
ленной последо

Гены, соответ
венных популя
дикого типа. По
мальный ген мо
ный и происшед
ми генами. Ин
произошли мног
мальным серию
гены связаны
В этом локусе м
нормальный, ил
мосомы имеют
этих локусах м
двух гомологич
другая может
ген или его алл

По хорошо
лены карты х
положения г
стве неполн
кур.

Прежде
вания, ост

(и признаков) справедлив только для генов, относящихся к разным группам сцепления.

Теоретические выводы Менделя, отражающие процесс передачи наследственной информации из поколения в поколение, позволили сформулировать основные законы наследственности.

Первый закон — закон дискретной (генной) наследственной детерминации признаков. Этот закон лежит в основе теории гена.

Второй закон — закон относительного постоянства наследственной единицы — гена.

Третий закон — закон аллельного состояния гена (доминантность и рецессивность).

Гены расположены в хромосомах, при этом каждый ген занимает определенный локус. Для пары хромосом характерен свой набор генов. Число хромосом у каждого вида ограничено, число же генов, управляющих развитием признаков, велико. Следовательно, каждая хромосома содержит много генов, расположенных в определенной последовательности.

Гены, соответствующие обычным признакам естественных популяций, называют нормальными, или генами дикого типа. Под действием мутагенных факторов нормальный ген может мутировать. Пару генов — нормальный и происшедший от него мутант называют аллельными генами. Иногда от одного нормального гена может произойти много мутантных генов, образуя вместе с нормальным серию множественных аллелей. Все аллельные гены связаны с одним и тем же локусом хромосомы. В этом локусе может присутствовать только один ген, или нормальный, или же его аллель. Две гомологичные хромосомы имеют одинаковый набор локусов, но гены в этих локусах могут быть разные, то есть если одна из двух гомологичных хромосом имеет нормальный ген, то другая может иметь в том же локусе тоже нормальный ген или его аллель.

По хорошо изученным объектам (дрозофила) составлены карты хромосом, на которых указаны порядок расположения генов и расстояние между ними. В птицеводстве неполные карты хромосом разработаны только для кур.

Прежде чем перейти к изложению принципа наследования, остановимся на некоторых понятиях.

ДОМИНАНТНЫЙ И РЕЦЕССИВНЫЙ ПРИЗНАК

Все признаки можно условно подразделить на качественные и количественные. Примером качественных признаков у птиц могут служить окраска оперения, розовидный и листовидный гребень, группы крови и т. п. Эти признаки в большей или меньшей степени альтернативные (взаимоисключающие). Каждой паре альтернативных признаков соответствует пара аллельных генов, контролирующих развитие этих признаков. Аллельные гены представляют собой видоизменения одного и того же гена. Следовательно, гены белого и черного оперения — это два аллеля окраски оперения кур, а гены розовидного и листовидного гребня — аллели, обуславливающие развитие формы гребня кур.

Изучая результаты скрещиваний, Мендель обнаружил, что по своим признакам и свойствам гибриды не занимают промежуточное положение между двумя родительскими формами, а в большинстве случаев соответствуют одной из них. На этом основании он ввел понятие «доминантный и рецессивный признак». Под доминантностью понимается преобладание действия одного гена из пары аллелей над другим, выражающееся в том, что доминантный аллель подавляет проявление другого, рецессивного. Рецессивность — явление, противоположное доминантности. Доминантность и рецессивность следует рассматривать не как свойство аллельных генов, а лишь как результат действия соответствующих локусов в общей системе реакций генотипа. Необходимо иметь в виду, что полная доминантность и рецессивность существуют лишь как крайние случаи аллельного взаимодействия генов.

Для обозначения аллельных генов используют обычно первую букву латинского или английского названия доминирующего признака, при этом доминантные гены принято обозначать большой буквой, рецессивные — той же буквой, но малой. Например, из пары альтернативных форм гребня кур доминирует розовидный гребень. Обуславливающий его ген обозначают символом R (лат. Rosa — роза), а аллельный ему ген листовидного гребня — символом r.

При промежуточном наследовании (цвет оперения у андалузских кур) один из аллельных генов — ген черной окраски — обозначают символом B (Black — черный),

а его аллель — ге
подчеркивается от
Общепринятая
кратности и выра
углубления иссле
невозможным при
тем более что разн
ния разных генов
служивает вним
А. С. Серебровски
вершено свободно
сваивать особое на

При гибридолог
ленные символы. Р
тинского слова ра
потомков обознача
ского слова filiale
F₂, третье F₃. При
скрещивания снача
ее обозначают сим
Внешне при по
гетерозиготные жи
одинаковы по свое
генетике введены п
ном называют сов
или генов, определя
совокупность всех
вившихся на основ
Племенная ценност
генотипом. Посколь
можно, то его оцени

Моногибридным
котором скрещиваем
лишь по одной паре
ших, признаков. П
форм у гибридов пер
знаков развивается
вая гибридов перво
дель гибридов перво
особи с признакам
деленном колл

а его аллель — ген белой окраски — символом B' , чем подчеркивается отсутствие доминирования.

Общепринятая буквенная символика генов по своей кратности и выразительности идеальна. Однако по мере углубления исследований и открытия новых генов станет невозможным присваивать каждому гену особую букву, тем более что разные авторы присваивают для обозначения разных генов одну и ту же букву. В этом плане заслуживает внимания терминология, предложенная А. С. Серебровским (1892—1948), которая позволяет совершенно свободно каждому вновь открытому гену присваивать особое наименование.

При гибридологическом анализе используют определенные символы. Родителей обозначают буквой P (от латинского слова *parents* — родители). Первое поколение потомков обозначается латинской буквой F_1 (от латинского слова *filiale* — дети, потомки), второе поколение F_2 , третье F_3 . При написании сущности производимого скрещивания сначала принято указывать женскую особь, ее обозначают символом ♀ , затем мужскую — ♂ .

Внешне при полном доминировании гомозиготные и гетерозиготные животные неразличимы, однако они неодинаковы по своей наследственности. В связи с этим в генетике введены понятия о генотипе и фенотипе. *Генотипом* называют совокупность наследственных задатков, или генов, определяющих данный признак: *фенотипом* — совокупность всех признаков и свойств организма, развившихся на основе взаимодействия генотипа и среды. Племенная ценность самца или самки определяется их генотипом. Поскольку прямое измерение генотипа невозможно, то его оценивают по фенотипу потомства.

МОНОГИБРИДНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

Моногибридным наследованием называют такое, при котором скрещиваемые родительские формы различаются лишь по одной паре альтернативных, или контрастирующих, признаков. При скрещивании таких родительских форм у гибридов первого поколения из каждой пары признаков развивается только один, доминантный. Скрещивая гибридов первого поколения между собой, Г. Мендель установил, что во втором поколении появляются особи с признаками обоих родителей в совершенно определенном количественном соотношении: $3/4$ с доминиру-

ющими и $\frac{1}{4}$ с рецессивным признаками. Ничего не зная о хромосомах и об их распределении в мейозе, Мендель заключил, что гибриды, по-видимому, образуют два рода половых клеток: одни из них содержат аллель А, а другие — аллель а. Согласно Менделю, эти половые клетки образуются у мужских и женских особей с равной частотой. При определении женская половая клетка типа А будет иметь равные шансы соединиться с мужской половой клеткой, несущей аллель а. То же самое справедливо и для женских половых клеток, несущих ген а. Это открытие Менделя в наши дни преобразовалось в хромосомную теорию наследственности и в современные представления о роли молекул ДНК и РНК в явлении наследственности.

Очень часто наблюдаются различия в степени доминирования, которое может быть полным и неполным. Как правило, степень доминирования какого-либо гена зависит от всего остального генотипа, то есть от генной среды, в которой действует данный ген. Поэтому первоначальное представление о том, что каждый признак организма зависит только от одного гена, оказалось неправильным. В действительности каждый признак зависит от большого количества генов, от всех тех генов, которые участвуют в процессе развития организма в момент формирования этого признака. Однако в ряде случаев все же наблюдаются моногибридные расщепления; это значит, что либо остальные гены, влияющие на признак, находятся в гомозиготном состоянии, либо взаимодействие генов чрезмерно мало.

В целом менделевская схема моногибридного наследования, если ее связать не с признаками, а с парой гомологичных локусов, носит всеобщий характер и достаточно для понимания процесса передачи наследственной информации. Что же касается реализации наследственной информации, то этот процесс гораздо сложнее и требует изучения характера развития каждого признака. На современном этапе развития генетика располагает более обширным материалом по наследованию качественных признаков. В связи с этим остановимся на закономерностях наследования качественных признаков с тем, чтобы затем их в обобщенном виде распространить на количественные.

Разберем наследование признака при моногибридном скрещивании на конкретных примерах.

При скрещивании томков первого поколения черная, так как В этом случае гетеромозиготы АА. При во втором поколении проявляется рецессивный. В то же время получают одна особи гетеромозиготы АА. Объясняются родители, при оплодотворении есть только одна из геном черной окраски а, то есть окраски а, то есть при, — развиваются гот между собой при скрещивания 3:1, где 75% генетически будет иметь белую окраску. Особи с рецессивным оперением черным оперением розиготами. Следовательно 1АА:2Аа:1аа. При скрещивании 2. При скрещивании в соотношении 1:1. При отсутствии промежуточных форм, проявление $F_1 \times F_1$ в F_2 в соотношении 1:2:1. Особи с промежуточной формой, сходные с родителями, две особи по признаку. Подобная ситуация наблюдается при скрещивании нечистопородных, когда андалузской породы, а г.

При скрещивании черных виандотов с белыми у потомков первого поколения окраска оперения будет только черная, так как она доминирует полностью над белой. В этом случае гетерозигота Aa не отличается от полной гомозиготы AA . При скрещивании гибридов между собой во втором поколении признак в фенотипическом отношении проявляется в соотношении 3 доминантных : 1 рецессивный. В то же время при генотипическом расщеплении получают одну особь гомозиготная доминантная, две особи гетерозиготные и одна особь гомозиготная рецессивная. Объясняют это следующим образом. Если спариваются родители, гомозиготные по окраске оперения, то при оплодотворении в каждую из половых клеток попадает только одна из пары хромосом — либо с аллельным геном черной окраски A , либо с аллельным геном белой окраски a , то есть по одному аллелю от отца и от матери, — развиваются гетерозиготы. Спаривание гетерозигот между собой приводит к реализации типичного отношения 3 : 1, где 75% особей второго поколения фенотипически будут иметь черную окраску оперения и 25% — белую окраску. Особи с белой окраской будут гомозиготными по рецессивному признаку. Среди 75% особей с черным оперением 25% будет гомозиготами, а 75% гетерозиготами. Следовательно, при расщеплении по генотипу получают $1AA : 2Aa : 1aa$, что хорошо видно на рисунке 2. При спаривании гетерозигот в F_3 происходит расщепление в соотношении 3 : 1.

При отсутствии доминирования, когда гетерозигота занимает промежуточное положение между двумя гомозиготами, проявление признака у моногибридных потомков $F_1 \times F_1$ в F_2 происходит расщепление по фенотипу в соотношении одна особь, сходная с одним родителем, две особи с промежуточным выражением признака и одна особь, сходная со вторым родителем. По генотипу получают одну особь, гомозиготную по признаку одного родителя, две особи гетерозиготные и одну особь, гомозиготную по признаку второго родителя. Разведение гетерозиготных особей дает расщепление в соотношении 1 : 2 : 1. Подобная картина расщепления наблюдается при скрещивании некоторых пород кур с черным и белым оперением, когда в первом поколении получают куры с промежуточной окраской — голубой. Эта окраска присуща андалузским курам. Голубые андалузские куры — это не порода, а первое поколение гибридов, которые при разведе-



Рис. 3. Наследование окраски оперения кур при неполном доминировании.

ние рассматривается как явление взаимодействия между аллелями одного локуса, то есть аллельного взаимодействия. Когда говорят о неаллельном взаимодействии, то имеют в виду взаимодействие между аллелями разных локусов.

ДИГИБРИДНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

В моногибридных скрещиваниях было выяснено, что некоторые признаки во втором поколении гибридов обнаруживают расщепление в соотношении 3 : 1. Однако для практики птицеводства имеет большее значение изучение закономерностей комбинационной изменчивости, что можно обнаружить при рассмотрении наследования двух и более пар признаков. Дигибридное расщепление в потомстве гибридов, гетерозиготных по двум парам генов, можно изучить на следующем примере. Простой гребень леггорнов рецессивен по отношению к гороховидному (P) и розовидному (R). Однако гены розовидной и гороховидной форм не аллели, и листовидный гребень образуется лишь у кур, гомозиготных по двум независимо наследуе-

мым рецессивным генам: одним, аллельным гену розовидного гребня rr , другим — гену гороховидного rr , то есть при генотипе $grrr$. Поэтому, если скрещивать кур породы виандот, имеющих розовидный гребень (RR), с курами леггорн (rr), то вследствие доминирования гена R все особи в первом поколении будут иметь розовидный гребень — Rr . При скрещивании потомства F_1 между собой в F_2 получают цыплят с розовидным и простым гребнем в соотношении 3 розовидных и 1 простой. Такая же закономерность присуща и для случаев скрещивания леггорнов с курами породы брама, имеющей гороховидный гребень (PP), который доминирует полностью над pp . В результате в F_2 получают соотношение 3 гороховидных и 1 простой (листовидный).

При скрещивании кур виандот (розовидный гребень) генотипа $RRrr$ с петухами брама (гороховидный гребень) генотипа $RRgg$ потомство первого поколения имеет генотип $RrPp$, включающий оба доминантных гена R и P . При таком сочетании генов в F_1 развивается гребень новой формы — ореховидный, который определяется обоими генами P и R . Скрещивание потомства F_1 между собой ведет к получению в F_2 четырех разных фенотипов в соотношении 9 ореховидных с генами R и P , 3 Rrr — розовидных, 3 ggP — гороховидных и 1 $ggrr$ — листовидный, то есть соотношение признаков по фенотипу равно 9 : 3 : 3 : 1. Несколько сложнее происходит расщепление по генотипу, где получают 9 разных генотипов в соотношении 1 : 2 : 2 : 4 : 1 : 2 : 1 : 2 : 1.

Для анализа генотипов F_2 воспользуемся решеткой, предложенной английским генетиком Пеннетом и получившей название решетки Пеннета (рис. 4). При составлении решетки Пеннета в верхней горизонтальной строке квадрата записывают как заголовки столбцов виды гамет одного родителя, а в левом вертикальном столбце — как заголовки строчек виды гамет другого; в каждый квадрат на пересечении столбца и строки вписывают генотип потомства, получаемого при сочетании гамет, стоящих в их заголовках. Обычно рядом с генотипом указывают фенотип потомка. Гаметы в заглавии располагают в определенной последовательности: сначала с доминирующими генами, затем с доминирующим и рецессивным, после с рецессивными. Подсчитав по решетке число особей с разными фенотипами и генотипами, устанавливают, какое расщепление должно быть ■ данном скрещивании.

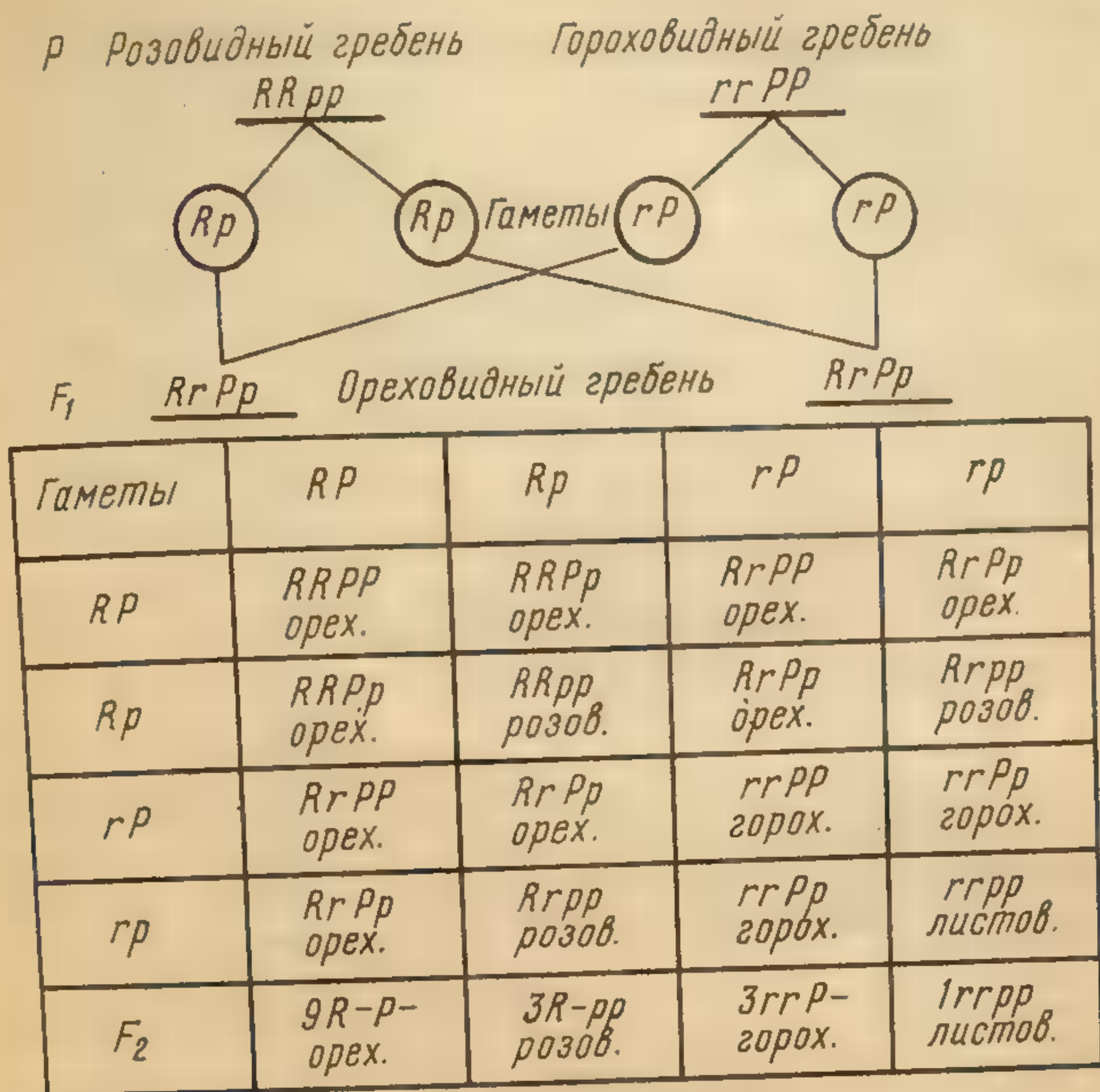


Рис. 4. Наследование формы гребня у кур при дигибридном скрещивании.

При обратном скрещивании кур первого поколения с петухами, имеющими листовидный гребень, то есть рецессивными и гомозиготными по обоим парам генов $grrr$, получают те же четыре фенотипа в равных соотношениях. Изучение закономерностей расщепления при дигибридном скрещивании по отдельным признакам позволило установить, что расщепление по одной паре признаков, взятое в отдельности, происходит так же, как и при моногибридном скрещивании, то есть 3:1. Таким образом, в результате дигибридного скрещивания одна пара признаков наследуется независимо от другой, давая с ней все возможные сочетания. Это важнейшее положение правила независимости Менделя, согласно которому потомство F_2 при промежуточном наследовании от дигибридного скрещивания образует 9 генотипов в соотношении 1:2:1:2:4:2:1:2:1, различающихся и фенотипически,

В случае полного доминирования по обоим парам признаков появляются 4 фенотипа в соотношении 9:3:3:1, где гомо- и гетерозиготы фенотипически неразличимы. Границы свободного комбинирования наследственных задатков, если не учитывать обмен, определяются количеством аллельных генных пар, независимо распределяемых по потомкам в соответствии с числом хромосом гаплоидного набора. Это особенно стало убедительным после установления цитогенетического факта слияния яйцеклеток, но не хромосом. Именно поэтому набор хромосом, а следовательно, и каждый наследственный задаток, присутствует в диплоидном состоянии.

ТРИГИБРИДНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

Основные закономерности наследования при моно- и дигибридном скрещивании проявляются и при тригибридном скрещивании, но в несколько усложненном виде.

В типичном тригибридном расщеплении гибриды F_1 образуют 8 различных типов гамет в равном соотношении: ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC и abc. Различные комбинации этих гамет в F_2 дают расщепление в соотношении 27:9:9:9:3:3:3:1. В этом легко убедиться, построив решетку Пеннета, которая будет состоять из 64 квадратов (8×8), подсчет которых даст в F_2 8 классов по фенотипу в соотношении 27:9:9:9:3:3:3:1. Установлено, что расщепление в F_2 по фенотипу для каждой пары альтернативных признаков равно 3:1. Именно это числовое отношение в расщеплении по каждой паре признаков позволило Менделю и в тригибридном скрещивании подтвердить принцип независимого сочетания признаков в потомстве гибрида.

Принцип независимого поведения разных пар генов в расщеплении по фенотипу в F_2 при полном доминировании можно выразить формулой 2^n , где основание 2 указывает на парность генов, находящихся в одной паре гомологичных хромосом, а степень n — число аллельных пар в негомологичных хромосомах, по которым различаются взятые для скрещивания родительские формы. Это согласуется с установленными закономерностями расщепления: при моногибридном расщеплении число классов по фенотипу равно $2^1=2$, при дигибридном $2^2=4$, тригибридном $2^3=2 \cdot 2 \cdot 2=8$. Таким же образом можно рассчитать число типов гамет, образующихся у любого полиги-

брида первого поколения и число комбинаций гамет, дающих различные генотипы в F_2 .

Поскольку число негомологичных хромосом для каждого вида организмов относительно небольшое и постоянное, то одновременное независимое наследование числа генов может быть соответственно числу пар гомологичных хромосом, имеющих у организмов данного вида. У кур установлено 39 пар хромосом, следовательно, возможно одновременное независимое наследование лишь 39 пар признаков. При этом ■ F_2 при полном доминировании возможно появление 2^{39} различных фенотипических типов гамет, 3^{39} генотипических классов и 4^{39} комбинаций гамет. Такое множество комбинаций гамет обеспечивает высокую изменчивость наследственных задатков у птиц. Однако это возможно при свободном сочетании гамет. В действительности же ■ процессе индивидуального развития организма гены взаимодействуют, рекомбинируются в определенных условиях среды, что может вызвать новый характер проявления закономерности числового соотношения расщепления в F_2 .

ПРИМЕРЫ РАСЩЕПЛЕНИЯ, ОТКЛОНЯЮЩЕГОСЯ ОТ НОРМАЛЬНОГО

Установлено, что гены ■ своем действии взаимосвязаны. Существует несколько типов взаимодействия генов, находящихся в негомологичных хромосомах. Один тип взаимодействия генов мы рассмотрели в предыдущем разделе при анализе наследования формы гребня у кур, когда присутствие доминантных аллелей двух генов R и P у $9/16$ кур второго поколения ведет к образованию ореховидного гребня. Наличие гена R в гомо- или гетерозиготном состоянии определяет розовидную форму гребня у $3/16$ особей, а присутствие другого гена P (rrP —) обуславливает развитие гороховидного гребня у $3/16$ особей. Гомозиготное состояние по обоим рецессивным генам $rrrr$ ведет к развитию листовидного гребня у $1/16$ особей. Поскольку здесь дигибридное расщепление $9:3:3:1$, то это значит, что каждая пара аллелей проявляет себя в наследовании независимо, и, следовательно, гены находятся в двух различных парах хромосом, влияя на признак взаимосвязанно. При взаимодействии генов расщепление в F_2 по фенотипу может происходить в необычных отношениях $9:7$; $9:3:4$; $13:3$; $12:3:1$; $15:1$; $10:3:3$;

9 : 6 : 1. Проведенные генетические исследования показали, что необычные расщепления по фенотипу в F_2 представляют видоизменение все той же, общей для дигибридного скрещивания формулы 9 : 3 : 3 : 1. В этой связи необходимо ознакомиться с явлением эпистаза или неаллельным взаимодействием.

Если на один и тот же признак одновременно действуют несколько генов, лежащих в разных хромосомах, то образование признака, зависящее от какого-то определенного гена, может быть подавлено другим геном. Подавляющий развитие другого признака ген называется эпистатическим, подавляемый — гипостатическим. Так, обе формы гребня — розовидный и гороховидный — эпистатичны по отношению к листовидному гребню. Оба они обусловлены разными генами, но листовидный гребень может проявиться только при отсутствии обеих доминантных генов RP . Эпистаз может быть доминантным и рецессивным.

Под доминантным эпистазом понимают подавление доминантной аллелью одного гена действия аллельной пары другого доминантного гена. Например, доминантная белая окраска определяется генами $CCII$ (белый леггорн), а рецессивная белая — $ccii$ (белый суссекс, белые минорки, белые плимутроки). Ген C определяет окрашенность пера, а его аллель c — неокрашенность пера птицы. Ген I подавляет действие гена C , аллель i не подавляет действие гена C . Поэтому при скрещивании белых леггорнов $CCII$ с цветными породами (австралорп, нью-гемпшир и др.) $CCii$, как правило, доминирует белая окраска $CCii$. При скрещивании белых плимутроков $ccii$ с окрашенными породами $CCii$ гибриды F_1 оказываются окрашенными $Ccii$. Следовательно, у леггорнов белая окраска доминантная, а у плимутроков — рецессивная. При скрещивании белых леггорнов $CCII$ с рецессивными белыми плимутроками $ccii$ в первом поколении получают только белых цыплят $Ccii$, во втором поколении при скрещивании гибридов F_1 между собой происходит расщепление в соотношении 13 белых : 3 окрашенных. При этом от сочетания гамет $C—I—$; $ccI—$ и $ccii$ получают только белых (13) кур, от сочетания $C—ii$ (3) — окрашенных. Полученное расщепление соответствует отношению 9:3:3:1. В этом случае генотип гомозиготных белых леггорнов должен быть $CCII$, где I — подавитель окраски, а C — ген окраски. Белый плимутрок по генотипу должен быть

гомозиготным
отсутствие окр
При скрещива
минантной алл
ки (C), домин
ловливает в F_2
13 : 3.

Следует от
определяют с
а лишь подавл
ся только к да
знаков и свойс
отропное дейст

Другая фор
ношений носит
генов, когда об
Например, при
шан с оперенн
тый плимутрок
лучают черное
Из 16 особей F_2
на — неоперен
двойным домин

Под рецесси
имодействия, к
дучи в гомозиг
нантные или
 $aa > vv$. Бэтсон
белой шелкови
ген, подавляющ
тых кур проявл
в отношении со
лых особей ген
лого цвета с
особь белого цв
чным геном i
($CCii$, $Ccii$, $Ccii$)
обусловлено
эпистазом.
каждого из
реципрокн
каждого
ших рец
эпистаз

гомозиготным по обоим рецессивным генам $ssii$, где s — отсутствие окраски и i — отсутствие подавления окраски. При скрещивании гибридов F_1 подавление действия доминантной аллели гена, определяющего развитие окраски (S), доминантной аллелью гена (подавителем I) обуславливает в F_2 расщепление по фенотипу в отношении $13 : 3$.

Следует отметить, что гены-подаватели обычно не определяют сами какой-либо качественной реакции, а лишь подавляют действие других генов, но это относится только к данному признаку. В отношении других признаков и свойств ген-подаватель может оказывать плеiotропное действие.

Другая форма отклонения от простых числовых соотношений носит название двойного эпистаза доминантных генов, когда оба гена обуславливают одинаковый эффект. Например, при скрещивании черного петуха породы лангшан с оперенными плюснами ($FFSS$) и курицы золотистый плимутрок с неоперенными плюснами ($ffss$) в F_1 получают черное потомство с оперенными плюснами ($Ffss$). Из 16 особей F_2 15 имеют оперенные плюсны и лишь одна — неоперенные (двойной рецессив). Это объясняется двойным доминантным эпистазом F над s и S над f .

Под рецессивным эпистазом понимают такой тип взаимодействия, когда рецессивный аллель одного гена, будучи в гомозиготном состоянии, подавляет другие доминантные или рецессивные аллели генов: $aa > B$ или $aa > bb$. Бэтсон, скрестив белого петуха леггорн ($IICC$) с белой шелковистой курицей ($ii cc$), где I — доминантный ген, подавляющий окраску у леггорнов, а ii у шелковистых кур проявляется рецессивно и действует эпистатично в отношении сохранения белой окраски, получил в F_1 белых особей генотипа $IiCc$. В F_2 из 16 особей 12 были белого цвета с доминантно-эпистатичным геном и одна особь белого цвета с гомозиготно-рецессивным эпистатичным геном i ($ii cc$). Лишь 3 из 16 кур были окрашены ($CCii$, $Csii$, $Csii$). Соотношение белых и окрашенных $13 : 3$ обусловлено здесь доминантным (I) и рецессивным (ii) эпистазом. Бывают случаи, когда рецессивная аллель каждого из генов в гомозиготном состоянии одновременно реципрокно подавляет действие доминантных аллелей каждого из генов; такое взаимодействие двух подавляющих рецессивных генов называют двойным рецессивным эпистазом.

Двойной рецессивный эпистаз наблюдается, например, при скрещивании белых шелковистых кур с белыми виандотами. У обеих пород рецессивная белая окраска определяется разными парами генов. Однако у особей F_1 комбинация этих генов дает цветное оперение, а у особей F_2 соотношение цветных и белых составляет 9:7. В F_2 окраска бывает только у тех особей, у которых наряду с генами образования окраски шелковистых кур присутствует и ген проявления окраски. Отсутствие обоих или одного из этих генов обуславливает белую окраску оперения. Расщепление в F_2 в соотношении 13:3 объясняется доминантно-эпистатичным действием данного гена, который подавляет действие другого, гипостатичного гена, являющегося в этом случае рецессивным.

До сих пор мы рассматривали факты действия многих генов на один признак. Кроме этого, установлено много фактов действия одного гена на ряд признаков, получивших название плеiotропии (от греческого слова плеio — много, тропия — направленность). Особенно часто встречается плеiotропия, при которой гены, определяющие те или иные признаки, одновременно оказывают влияние и на жизнеспособность птицы, снижая ее. Например, наличие у эмбрионов в гомозиготном состоянии гена (отсутствия оперения) приводит к снижению эмбриональной жизнеспособности цыплят, в результате чего половина из них гибнет до вывода, то есть в эмбриональный период. Некоторая часть цыплят оказывается жизнеспособной и может жить в определенных условиях микроклимата, но отсутствие регулятора температуры тела (оперения) все же, хотя и косвенно, оказывает воздействие на важнейшие органы птиц, что приводит к различного рода изменениям. Гибель цыплят в эмбриональный период объясняется тем, что ген отсутствия оперения в двойной дозе летален и гомозиготные цыплята погибают.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Наследование количественных признаков, связанное с полимерными, или множественными, генами

Типы взаимодействия генов, обусловленные одной или двумя парами генов, присущи, как правило, альтернативным признакам, что касается количественных, то в основ-

ном они определяют
знаки, в прояв
различных, но с
лигенными. К по
кость, масса яи
вание количеств
Менделя, и в кла
ление по одной п
расщепление по
знака оказывает
ми факторами: 1
ся большим числ
из которых в от
2) отдельные па
мо, другие могут
торые гены дейс
торые показыва
ствие; 4) на хо
сильное влияние
ных задатков и с
Следовательно
ческая изменчив
вость, обусловле
менчивость, обу
может быть раз
тельным взаим
неаллельным вз
чивости на сост
щих причин мо
мулы:

где P — изменч
кая; E — пара
ленная аддитив
обусловленная
включаются ра
чивость, генов.
В
лель
стаз
изме
тоде

ном они определяются большим числом пар генов. Признаки, в проявлении которых участвует множество различных, но сходно действующих генов, называют полигенными. К полигенным признакам относятся яйценоскость, масса яиц, живая масса бройлеров и др. Наследование количественных признаков подчиняется законам Менделя, и в классическом опыте в F_2 получается расщепление по одной паре генов $1AA : 2Aa : 1aa$. Однако общее расщепление по фенотипу в отношении изучаемого признака оказывается сложным, что обуславливается многими факторами: 1) количественные признаки определяются большим числом генов (полигены), действие каждого из которых в отдельности практически уловить трудно; 2) отдельные пары генов могут наследоваться независимо, другие могут быть сцеплены друг с другом; 3) некоторые гены действуют по принципу аддитивности, некоторые показывают аллельное и неаллельное взаимодействие; 4) на ход развития количественных признаков сильное влияние оказывает взаимодействие наследственных задатков и окружающей среды.

Следовательно, при полигенном наследовании генетическая изменчивость может быть разложена на изменчивость, обусловленную аддитивным действием генов, и изменчивость, обусловленную взаимодействием. Последняя может быть разложена на изменчивость, вызванную аллельным взаимодействием, и изменчивость, вызванную неаллельным взаимодействием. Такое разложение изменчивости на составные части в зависимости от действующих причин можно представить в виде следующей формулы:

$$P = G + E, \text{ где } G = A + D + I,$$

где P — изменчивость фенотипическая; G — генотипическая; E — паратипическая; A — изменчивость, обусловленная аддитивным действием генов; D — изменчивость, обусловленная аллельным взаимодействием генов, куда включаются различные типы доминирования; I — изменчивость, обусловленная неаллельным взаимодействием генов.

В генетике количественных признаков все типы неаллельного взаимодействия обозначают термином «эпистаз». Для определения составных частей фенотипической изменчивости существуют различные математические методы, на которых мы остановимся несколько позже.

При изучении закономерностей наследования количественных признаков селекционер, как правило, сталкивается с большими трудностями, так как гибриды F_1 в отношении количественных признаков оказываются промежуточными между родительскими формами, что сохраняется в последующих поколениях.

Непрерывная изменчивость, определяемая полимерными генами

При наследовании количественного признака в отличие от альтернативно наследуемых потомство гибридов образует непрерывный вариационный ряд по фенотипическому проявлению данного признака. Понятно, что при участии большого количества генов возникает непрерывная изменчивость вокруг среднего значения, что дает видимость константного промежуточного наследования. Считают, что совершенно необоснованно объяснять наследование полигенных признаков всегда только действием аддитивных генов, так как при наследовании количественных признаков наблюдается как доминирование и сверхдоминирование, так и промежуточное наследование. Предположение об одинаковом эффекте гена в отношении количественных признаков тоже не всегда соответствует действительности. Их влияние может быть настолько различно, что при фенотипическом проявлении признака можно выделить главные и второстепенные гены.

Несмотря на сложность изучения наследования и действия множественных генов теория полимерных генов представляет наибольший интерес для объяснения закономерностей наследования количественных признаков, что дает возможность поставить племенную работу по созданию новых линий и кроссов птиц с желательным уровнем продуктивности на научную основу.

Полимерные гены с однозначным действием могут наследственно определять и качественные признаки. Примером такого действия может служить наследование оперенности голени у цыплят. При скрещивании кур, гомозиготных по двум различным рецессивным аллелям и имеющих неоперенную голень, с формами, гомозиготными по доминантным аллелям генов, определяющих оперенность голени, в F_1 все цыплята имеют оперенную голень, в F_2 наблюдается расщепление в соотношении 15 : 1. При тригибридном скрещивании расщепление по таким генам

происходит в соотношении 63 : 1 и т. д. Такого рода доминантные однозначные гены иногда называют генами с некумулятивным действием, а явление подобного взаимодействия — некумулятивной полимерией. Возникновение полимерных генов с различными формами действия объясняется всевозможными хромосомными перестройками и мутациями.

Генетический механизм расщепления полигенных признаков — результат взаимодействия генов между собой в процессе индивидуального развития, а не следствие нарушения генетического механизма расщепления. Поэтому типы расщепления по фенотипу 9 : 3 : 3 : 1 могут быть при любом числе аллельных пар, наследующихся независимо. Однако их выявление очень сложно, так как требуется получить большое количество потомства от значительного числа скрещиваний. Кроме того, на сегодняшний день еще не существует надежных методов для определения числа генов, обуславливающих расщепление по какому-то количественному признаку. Как правило, определяют минимальное число генов, определяющих расщепление количественных признаков. Положение еще более усложняется тем, что доминантность различается по силе у разных аллелей, в связи с чем полимерный ген может быть доминантным у одной особи и рецессивным у другой в зависимости от совокупного генотипического влияния, а иногда часть этих генов бывает сцеплена между собой.

Цель изучения закономерностей наследования количественных признаков — выявление относительной роли генотипа и среды в формировании фенотипического разнообразия в стаде и роли аддитивного действия генов, а не установление числа генов, влияющих на какой-то признак, или в каких хромосомах лежат эти гены. Из практики животноводства известно, что для эффективности отбора необходимо наличие фенотипического и генотипического разнообразия. Если генотипическое разнообразие существует и оно достаточно, то селекция может быть эффективна, если правильно выбраны методы племенной работы.

При массовой селекции эффект бывает лишь в том случае, если существует соответствие между генотипом и фенотипом. Такое соответствие наследования признака может быть, если предположить, что фенотипическое варьирование признака укладывается в пределы от 3 до 9. При аддитивном наследовании и отборе лучших особей

со значением признака не менее 7 в селекционную группу попадут особи АА и некоторое число Аа, при более строгой браковке — только особи АА. В таком случае продуктивность следующего поколения повысится благодаря соответственно фенотипу и генотипу.

При полном доминировании генотипы АА и Аа будут фенотипически неотделимы друг от друга и эффективность селекции снизится. Еще большее снижение эффективности массовой селекции отмечается при наличии сверхдоминирования, когда одинаковым фенотипам соответствуют три разные генотипические формулы — АА, Аа и аа, которые в результате расщепления могут снизить показатели всего стада. Сверхдоминирование чаще всего проявляется по признакам, непосредственно связанным с жизнеспособностью. Для тех случаев, когда значение признака определяется большим числом генов, результат селекции зависит от способа его наследования. С одной стороны, невыгодно, что количественные признаки обусловлены многими генами, так как это затрудняет объединение двух ценных признаков путем рекомбинации. С другой стороны, зависимость экономически важных признаков от многих полимерных генов позволяет при скрещивании двух родительских форм с благоприятным эффектом генов получать формы, превосходящие обоих родителей по ряду признаков.

РАЗЛИЧНЫЕ СЛУЧАИ ПОЛИМЕРИИ

В каждой хромосоме, число которых невелико и строго определено для каждого вида живых существ, находится большее или меньшее число генов, определяемое размером хромосом. При образовании половых клеток гены не всегда комбинируются независимо, а чаще переходят в гаметы в таких сочетаниях, в которых они были у исходных родительских форм. Сцепление генов было открыто в 1906 г. Бэтсоном и Пеннетом, а теоретическое объяснение этому явлению было дано американскими учеными Морганом, Бриджесом и Стертевантом. Было установлено, что гены разных групп сцепления наследуются независимо друг от друга и что число групп сцепления соответствует числу пар хромосом.

Цитологическая причина независимого друг от друга комбинирования генов, расположенных на одной хромосоме, состоит в том, что при редукционном делении гомологичные хромосомы, переплетаясь друг с другом, обме-

ниваются своими концами, образуя разрывы, которые заживают, образуя хромосомы другой. О частоте сцепления в одно расстояние между генами, тем же признакам, на которых

Во всех случаях гаплоидные мужские гаметы содержат диплоидный набор хромосом, соответствующий отцу. Чтобы слияние произошло в следующем поколении к удвоению хромосом этого вида, необходимо, чтобы в зародке произошло слияние типичное для него. Слияние достигается благодаря тому, что в процессе мейоза происходит протекание процессов, в результате которых снижается диплоидность. Например, у кур с 76 хромосомами до 41.

Следовательно, мейоз происходит в результате разрыва хромосом между собой, образуя хромосомы с 5 парами хромосом, которые гомологичны друг другу, но которые удерживаются вместе перекрестом хроматид. В мейозе происходит обмен хромосомами между гаметами. На обмен хромосомами между генами не влияет, так как один и тот же ген может находиться на разных хромосомах. Кроме того, хромосомы, несущие один и тот же ген, могут находиться на разных хромосомах.

ниваются своими участками. В местах перекреста возникают разрывы, конец одной хроматиды срастается с концом другой. Обмен генами между двумя гомологичными хромосомами получил название кроссинговера (перекрест). Частота перекреста между разными генами сцепления в одной и той же группе сцепления зависит от расстояния между генами в хромосоме; чем ближе расположены гены, тем меньше получается новых комбинаций признаков, на которые они влияют.

Во всех случаях при образовании высших организмов гаплоидные мужские и женские зародышевые клетки сливаются друг с другом. Образующаяся при этом зигота содержит диплоидное число хромосом. Каждая хромосома отца соответствует гомологичной хромосоме матери. Чтобы слияние половых клеток не приводило в каждом поколении к удвоению их числа, а диплоидное число хромосом этого вида оставалось постоянным из поколения в поколение, в зародышевых клетках (гаметах) сохраняется типичное для них гаплоидное число хромосом. Это достигается благодаря мейозу (редукционному делению), который протекает перед образованием зрелых зародышевых клеток в семенниках и яичниках животных и снижает диплоидное число хромосом до гаплоидного. Например, у кур с 78 до 39, у уток с 80 до 40, у индеек с 82 до 41.

Следовательно, можно отметить, что в результате мейоза происходит редукция числа хромосом, а также кроссинговер между несестринскими хроматидами гомологичных пар хромосом и разделение сцепленных генов. На рисунке 5 приведена схема кроссинговера. Каждая из двух гомологичных хромосом делится на две хроматиды, которые удерживаются вместе центромерой (1). Показан перекрест хроматид (2), так называемые хиазмы с одним перекрестом. В местах, где хроматиды связаны хиазмами, происходит обмен аллелями А и а, что видно по гаплоидным гаметам. На рисунке 5, 3 изображены две хиазмы и обмен между тремя хроматидами с одним одинарным и одним двойным перекрестом. Четвертая хроматида в обмене генами не участвовала. Хромосомы конъюгируют между собой таким образом, что в хромосоме отца каждый локус совпадает с таким же локусом гомологичной хромосомы. Кроссинговеры обычно происходят в разных местах хромосом, так же как и их перекрест. Это объясняют определенной упругостью хромосомы, которая

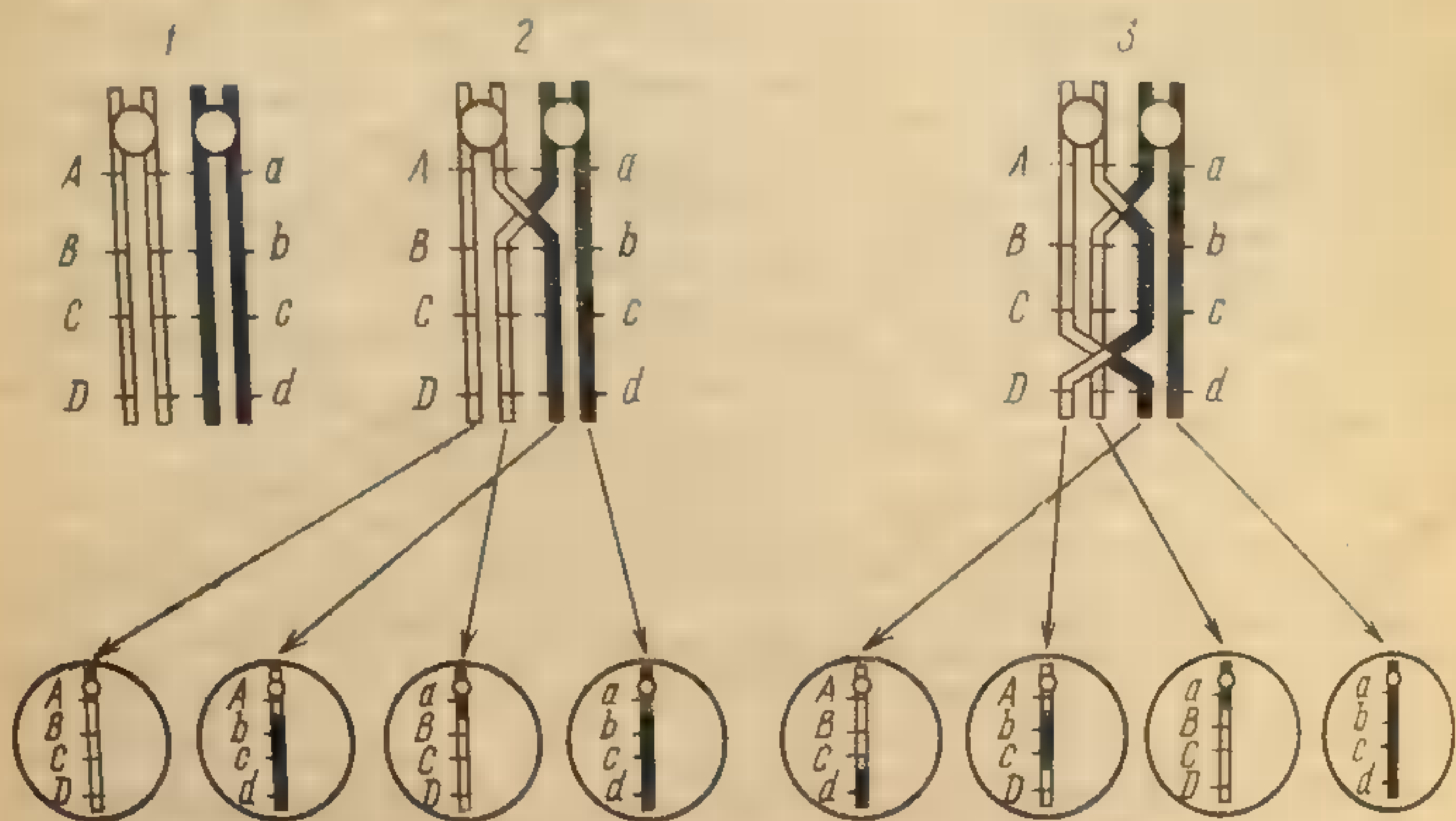


Рис. 5. Схема кроссинговера между хроматидами гомологичных хромосом.

обуславливает некоторое минимальное расстояние между двумя хиазмами. У птиц кроссинговер происходит как у самок, так и у самцов. У мужских особей в результате мейоза возникают четыре равных по величине сперматиды, которые в процессе спермиогенеза превращаются в сперматозоиды. У особей женского пола в результате деления в мейозе образуются не четыре одинаковые клетки, а только одна, богатая плазмой гаплоидная яйцеклетка.

При оплодотворении ядро сперматозоида сливается с ядром яйцеклетки, в результате чего число хромосом в зиготе вновь удваивается.

В каждом их наборе имеется пара половых хромосом, которые отличаются от аутосом формой, размером и структурой.

Половые хромосомы ответственны за развитие первичных половых признаков. У птиц особи мужского пола гомогаметны и содержат две одинаковые половые хромосомы XX, тогда как особи женского пола гетерогаметны — несут только одну непарную X-хромосому. Теоретически ожидаемое соотношение полов составляет 1♀:1♂.

Р	(♂)	XX × (♀)	XO	Комбинации ♂	XX
Гаметы		X, X	X, O	♀ X	XX ♂
				O	XO ♀
					1 : 1

Значительные
иметь различные
блюдается партен
ши развиваются
чае число хромо
ответствует дипло
числа хромосом
лярное тельце не
кие эмбрионы ок
ловиях пол опред
тролирующими
Всевозможные
аутосомы, так и
зование интерсек
шения процессов
жется нормальн

В литературе
ния пола» у дома
хов, которые нач
лись с курами и
дотворения был
смертности. Цып
пола.

Цитологическ
матогонии такой
сому, как и у нор
ное число лишн
ровались сперма
число аутосом,
но с разным чис

Жизнеспособ
ды с X-хромосо
оплодотворения
Мужской по
сперматозоиды
клетку без X-х
избыточном кол

При изменен
атрофируется, а
семенник. Тако
между генами,
Так как каждая
следств
мосом

Значительные отклонения от соотношения 1:1 могут иметь различные объяснения. Так, у индеек иногда наблюдается партеногенетическое развитие, когда зародыши развиваются из неоплодотворенных яиц. В этом случае число хромосом партеногенетического зародыша соответствует диплоидному числу. Удвоение гаплоидного числа хромосом в яйце объясняется тем, что второе полярное тельце не было выделено. Все партеногенетические эмбрионы оказывались самцами. В нормальных условиях пол определяется равновесием между генами, контролирующими развитие мужского и женского пола. Всевозможные нарушения в мейозе затрагивают как аутосомы, так и половые хромосомы, что вызывает образование интерсексов, летальных зигот и различные нарушения процессов развития, хотя хромосомный набор кажется нормальным.

В литературе описано много случаев «переопределения пола» у домашних птиц — превращения кур в петухов, которые начинали вырабатывать сперму, спаривались с курами и имели потомство. Однако процент оплодотворения был низким при высокой эмбриональной смертности. Цыплята выводились в основном мужского пола.

Цитологические исследования показали, что сперматогонии такой особи содержали только одну X-хромосому, как и у нормальной курицы, и сверх того — различное число лишних аутосом. При сперматогенезе формировались сперматозоиды, несущие X-хромосому и разное число аутосом, а также лишенные половой хромосомы, но с разным числом аутосом.

Жизнеспособными оказывались только сперматозоиды с X-хромосомой, чем и объясняется низкий процент оплодотворения.

Мужской пол потомков объясняется тем, что хотя сперматозоиды с X-хромосомой и оплодотворяют яйцеклетку без X-хромосомы, но аутосомы, находящиеся в избыточном количестве, формируют мужской пол.

При изменении пола у взрослых кур левый яичник атрофируется, а рудиментарный правый превращается в семенник. Такое переопределение — следствие баланса между генами, определяющими мужской и женский пол. Так как каждая хромосома содержит определенную наследственную информацию, то различные изменения хромосомных структур, как и лишние и недостающие хро-

сомы, приводят к нарушениям уравновешенности систем информации, а следовательно, к нарушениям и повреждению всего организма.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

Закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании наблюдаются тогда, когда их гены находятся в аутосомах. Установлено, что половые хромосомы содержат не только наследственные задатки для определения пола. Особенно это относится к парным X-хромосомам, которые, как и все другие хромосомы, несут гены, определяющие развитие и других признаков. Если данный ген расположен только в X-хромосоме гомогаметного самца и не имеет аллеля у гетерогаметной самки, то говорят о сцепленном с полом наследовании. Наследование признака, определяемого геном, локализованным в X-хромосоме, происходит иначе, чем наследование признака, определяемого геном, локализованным в аутосоме. Это имеет практическое и хозяйственное значение для так называемых маркирующих пол скрещиваний, что позволяет определить пол цыпленка уже при выводе, а также для получения аутосексных пород.

У кур известно три группы маркирующих генов, локализованных в половой X-хромосоме, а именно: гены полосатости окраски (плимутрок) В с аллелем одноцветной окраски в, ген серебристости S с аллелем золотистости оперения s, ген медленной оперяемости цыплят К с аллелем быстрой оперяемости к. Поскольку петухи гомогаметны (XX), то они могут быть или гомозиготными, или гетерозиготными по генам X-хромосомы. В то же время у кур, как гетерозиготных, в X-хромосоме присутствуют гены только в единичном числе (гемизиготность). Поэтому, если скрестить черного гомозиготного петуха породы минорка с полосатой курицей породы плимутрок, то при наследовании по типу крест-накрест в F_1 получают петухов полосатой окраски плимутроков и черных кур. Пол цыплят определяют сразу после вывода, так как у петушков, которые будут полосатыми, на затылке имеется светлое пятно и окраска брюха и бедер более светлая, а курочки имеют равномерно окрашенный темный пух и темные ноги. Если вырастить гибридных цыплят F_1 , то 50 % потомков обоего пола будет иметь окраску плимутрок и 50 % — черную (рис. 6, А).



Рис. 6. Сцепленно

Среди гибри-
тушки и куроч-
скрещивания р-
плимутрок и че-
явлению желат-
В этом случае в-
ку, как у отца
ние — 3 полоса-
сатье, а самки
соотношении 1:
мнирующим не б-
мосоме. Различ-
ния характерно-
и объясняется э-
хромосом. Пред-
жит сцепление

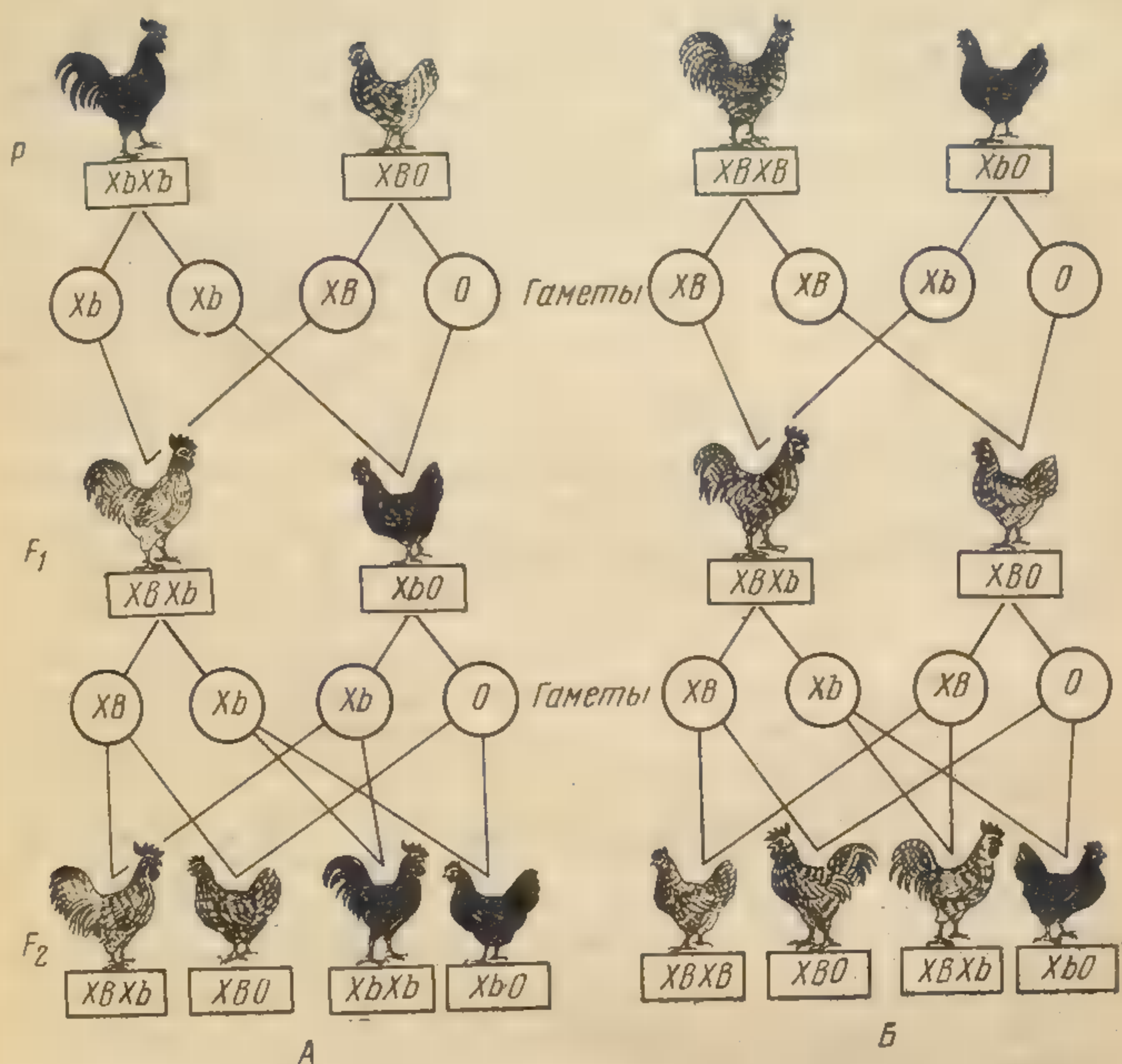


Рис. 6. Сцепленное с полом наследование полосатой окраски у кур.

Среди гибридов F_2 появляются полосатые и черные петухи и курочки в соотношении 1 : 1 : 1 : 1. Обратные скрещивания родителей между гомозиготным петухом-лимутрок и черной курицей-минорка не приводят к появлению желательных аутосексных цыплят (рис. 6, Б). В этом случае все особи F_1 будут иметь полосатую окраску, как у отца, а у гибридов F_2 происходит расщепление — 3 полосатых : 1 черный. При этом все самцы полосатые, а самки расщепляются на полосатых и черных в соотношении 1 : 1. Следовательно, при реципрокных скрещиваниях не безразлично, отец или мать обладают доминирующим признаком, ген которого находится в X-хромосоме. Различие в результатах реципрокного скрещивания характерно для наследования, сцепленного с полом, и объясняется закономерностями распределения половых хромосом. Предпосылкой для такого наследования служит сцепление генов, определяющих пол, с генами, опре-

деляющими признак, и вследствие этого отсутствие кроссинговера между хромосомами (генами), а также генетическая инертность непарной хромосомы.

Аутосексных цыплят можно получить от скрещивания кур, носителей гена серебристости (S), с петухом, носителем гена золотистости s, но не наоборот. Например, скрещивая светлых кур породы суссекс (S) с петухом красный род-айленд или нью-гемпшир (ss), получают маркирующих по полу цыплят — петушков более светлых (Ss), чем курочек (s—).

Для получения быстрооперяющихся цыплят, характеризующихся высокой энергией роста и лучшей устойчивостью к низким температурам, скрещивают кур с доминирующей медленной оперяемостью с петухами, которые несут рецессивный ген быстрой оперяемости. В F_1 получают курочек с быстрой оперяемостью и петушков с медленной. Надежность сортировки суточных цыплят по полу достигает примерно 95%.

Для получения аутосексных цыплят доминантный ген всегда должен привноситься гемизиготными самками, ■ то время как самец должен быть гомозиготным по рецессивному гену. С учетом этого Пеннетом был разработан метод выведения аутосексных пород, в которых различия между петушками и курочками стойко передаются потомству. Скрещивая полосатых плимутроков с золотистыми кампинскими, он получил аутосексную породу кур камбар. От скрещивания полосатых плимутроков с бурыми леггорнами была получена порода легбар, по форме и типу сходная с итальянскими куропатчатыми. Установлено, что итальянские куры куропатчатой окраски любого стада при скрещивании с петухом, несущим рецессивный ген, могут быть использованы для получения аутосексного потомства. Поскольку у петушков F_1 в F_2 происходит расщепление, то курочек F_1 используют для возвратного скрещивания до тех пор, пока не получают гомозиготных петушков и гемизиготных курочек как по пестрой, так и по золотистой окраске.

Цыплята в этом случае четко различаются по полу, так как петушки несут уже гены полосатости в двойной дозе и окрашены значительно светлее, чем курочки. В дальнейшем эту птицу можно разводить в чистоте.

Применение анализа наследования признаков, сцепленных с полом, позволило получить важные практические результаты — на основе маркирующих пол скрещи-

ваний созданы ау-
ного направления
яичного направл
аутосексные кро
ра-СЛ».

По данным ко
станции по птице
за 1976 г. продук
яйцекладки кур
ставила 255 яиц
яиц 60,9 г и затра
Куры этого же кр
дующие показате
данным журнала
куры кросса «Хай
ний имели яйцено
ца, среднюю масс
ной массы 2,64 кг
(Англия) в средн

В качестве пр
ности можно при
мы «Еврибрид»
и 140 породы кор
рок. Кросс аут
оперения бройлер
ющий этот призна
ный аллель этого
мость, рецессивн
носитель домина
скрещивании пет
сителями рецесси
лучается медлен
мизиготные куро
мосоме доминан
полученный от с
L₄B₁ (АО) с гомо
сываемого гена
неоднородное по
ки, получая X-хр
ющимися (аО),
(АО), так как не
лученной вместе
доминирует над
мости, получае

ваний созданы аутосексные кроссы птицы яичного ■ мясного направления продуктивности. В качестве примера яичного направления продуктивности можно привести аутосексные кроссы «Хайсекс-браун», «Бэбкок-300», «Тетра-СЛ».

По данным контрольных испытаний Международной станции по птицеводству стран — членов СЭВ, в ЧССР за 1976 г. продуктивность на начальную несушку за год яйцекладки кур кросса «Тетра-СЛ» из Чехословакии составила 255 яиц и на среднюю — 258 при средней массе яиц 60,9 г ■ затратах корма на 1 кг яичной массы 2,8 кг. Куры этого же кросса из ВНР имели соответственно следующие показатели — 242 и 275 яиц, 62 г и 2,88 кг. По данным журнала «Poultry world» (1977 г. т. 128, № 12), куры кросса «Хайсекс-браун» по результатам 18 испытаний имели яйценоскость на начальную несушку 248,2 яйца, среднюю массу яиц 61,4 г, затраты корма на 1 кг яичной массы 2,64 кг. Яйценоскость кур кросса «Бэбкок-300» (Англия) в среднем составляет 266 яиц.

В качестве примера мясного направления продуктивности можно привести аутосексный кросс «Гибро» фирмы «Еврибрид» (Голландия). Кросс состоит из линий P_2 и 140 породы корниш ■ C_1 , B_1 ■ L_4 породы белый плимутрок. Кросс аутосексный по наследованию скорости оперения бройлеров ■ раннем возрасте. Ген, контролирующий этот признак, находится в X-хромосоме. Доминантный аллель этого гена определяет медленную оперяемость, рецессивный — быструю оперяемость. Линия L_4 — носитель доминантного аллеля этого гена (AA). При скрещивании петухов линии L_4 с курами линии B_1 — носителями рецессивного аллеля данного гена (Aa) — получается медленнооперяющееся потомство. При этом гемизиготные курочки несут ■ своей единственной X-хромосоме доминантный аллель медленной оперяемости, полученный от отца. Скрещивание гибридных курочек L_4B_1 (AO) с гомозиготными по рецессивному аллелю описываемого гена гибридными петушками 140 P_2 (aa) дает неоднородное по скорости оперяемости потомство. Курочки, получая X-хромосому от отца, являются быстрооперяющимися (aO), а петушки — медленнооперяющимися (AO), так как несут аллель медленной оперяемости, полученной вместе с X-хромосомой от матери. Этот аллель доминирует над рецессивным аллелем быстрой оперяемости, полученной вместе с другой X-хромосомой от отца.

Раздельное по полу выращивание бройлеров позволяет получать лучшее сохранение цыплят и более высокий прирост живой массы при лучшем использовании кормов. Цыплята-бройлеры этого кросса характеризуются хорошими показателями продуктивности. По данным фирмы «Еврибрид», живая масса петушков в убойном возрасте достигает 2 кг, курочек — 1,65 кг при сохранении поголовья за период выращивания 98% и затратах кормов на 1 кг прироста живой массы 2 кг. Аналогичные результаты получены в племенных птицеводох «Большевик» Ленинградской области и «Конкурсный» Московской области и в других хозяйствах, занимающихся разведением бройлеров кроссов «Бройлер-6» и «Нева-2».

В качестве другого примера использования сцепленных с полом признаков в птицеводческой практике можно привести кроссы кур американской фирмы «Кобб Бридин Корпорейшн», аутосексные кроссы которой основаны на различии в окраске оперения: производители с геном золотистости, а самки с геном серебристости. Так, все курочки кросса «Коббс колор секс» в суточном возрасте темно-желтые, петушки более светлые, бройлеры-петушки почти белые, бройлеры-курочки палевые. При убое курочек в возрасте 8 недель и петушков в возрасте 7 недель 70% птиц оказывается в пределах желательной живой массы — 1655 и 1890 г. Другой аутосексный яичный кросс «Кобб-Харди» — петухи красный род-айланд легкой живой массы, куры — белая синтетическая линия. Куры этого кросса несут яйца с коричневой скорлупой, яйценоскость их с 22 до 78 недель составляет 245—255 яиц, отход — 0,4—0,7% в месяц, затраты корма 2,6—2,8 кг на 1 кг яичной массы.

Сцепленное с полом наследование обнаружено также у индеек и гусей, что можно использовать для распознавания пола.

ОГРАНИЧЕННЫЕ ПОЛОМ ПРИЗНАКИ

Ограниченные полом признаки называют такие, которые развиваются только у одного пола, например яйценоскость у кур. Поэтому не следует путать сцепленное с полом наследование с ограниченным полом проявлением определенных признаков у птиц. Гены подобных признаков могут быть локализованы в любой паре хромосом, и самцы и самки в одинаковой степени передают их своему

потомству, как дочерям, так и сыновьям. В частности, установлено, что яичная продуктивность кур генетически зависит как от матери, так и от отца.

По типу наследования ограниченных полом признаков можно сделать вывод, что обуславливающие их гены расположены как в аутосомах, так и в X-хромосоме. Однако один и тот же признак под влиянием гормонов по-разному проявляется у мужского и женского пола. Гены, определяющие пол, действуют как аутокатализаторы, вызывающие направленные реакции образования определенных гормонов, которые со своей стороны стимулируют и обуславливают развитие мужских или женских признаков. Половые гормоны определяют и модифицируют также вторичные половые признаки, которые только косвенно зависят от половых хромосом, а непосредственно определяются гормонами, которые вызывают у петуха развитие великолепного оперения, шпор, гребня. Однако петух может быть превращен в курицу (и наоборот), если на определенном этапе развития пересадить ему яичники курицы, которые вырабатывают женские гормоны. Подобный эффект можно вызвать путем инъекции гормонов. Ограничение основных хозяйственных признаков полом требует при оценке племенной ценности производителей применения специальных методов.

Наследование или развитие признака зависит от пола в том случае, когда доминирование внутри аллельной пары определяется мужским или женским полом. Поэтому нужно учитывать степень проявления признака у мужских и женских особей отдельно.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПРИ СВОБОДНОМ СКРЕЩИВАНИИ И ОТСУТСТВИИ ОТБОРА. ЗАКОН ХАРДИ—ВАЙНБЕРГА

В свободно скрещивающихся популяциях, где частоты генов не нарушаются мутациями, миграцией или отбором, относительные генные концентрации и частоты генотипов из поколения в поколение остаются константными. В этом случае говорят о генетическом равновесии. Разберем такую панмиктическую популяцию. Следует только иметь в виду, что рассматривается популяция не в широком биологическом понятии, а в узком генетическом смысле. Подразумевается изолированная генетически разнородная группа особей одного вида, находящихся в панмиктичес-

ком состоянии. При этом различные типы гамет, образующиеся в популяции, встречаются случайно и генетическая структура следующего поколения определяется отношением между этими типами гамет ■ исходной генерации.

Количество гамет, несущих определенный ген, выраженное в процентах или долях единицы относительно общего числа гамет в популяции, и определяет концентрацию данного гена. Пусть в популяции известны относительные частоты: гена A , равная p , ■ гена a , равная q , тогда частоты генотипов последующих поколений можно получить следующим образом:

Самки	Самцы			
	A	p	a	q
$A \ p$	AA	p^2	Aa	pq
$a \ q$	aA	pq	aa	q^2

Следовательно, при свободном скрещивании в гаметам осуществляются комбинации AA с вероятностью $pp=p^2$, aa с вероятностью $qq=q^2$ ■ Aa с вероятностью $2pq$, тогда гамет с геном A будет $p^2+pq=p(pq)=p$ и с геном a — $q^2+pq=q(q+p)=q$, то есть генные частоты ■ этой популяции вновь равны p и q . Если же концентрации прежние, то при условии свободного скрещивания состав популяции останется тоже без изменений. Это генетическое свойство популяций впервые было открыто в 1908 г. независимо друг от друга английским ученым Харди и немецким ученым Вайнбергом и известно как закон Харди — Вайнберга.

Популяция, согласно закону Харди — Вайнберга, находится в состоянии генетического равновесия, которое выражается формулой $p^2AA+2pqAa+q^2aa$. Иначе его можно выразить так: популяция находится в состоянии равновесия, если доля гомозиготных доминантов, помноженная на долю гомозиготных рецессивов, равна квадрату половины доли гетерозиготов, то есть

$$p^2q^2 = \left(\frac{2pq}{2}\right)^2 \text{ или } p^2q^2 = (pq)^2.$$

Это положение рассмотрим на примере одного локуса с двумя аллельными генами A и a , определяющими окраску оперения кур московской породной группы (золотистую шейку, черную и промежуточную). При изучении за-

коэффициентов наследования группы кур бы
10-23-13=46, что
фенотипу: 1 золотист
Проверим, находясь
состоянии равновесия

чения, получим $1 \cdot 1 =$
что если будет прои
отсутствовать отбор,
изменным в течение
сказать, что если по
новесия по одной па
чтобы она была в та
лям. В качестве при
боту по улучшению
признаков современн
те чего происходит с
стояния равновесия.
селекция не ведется,
новесия. Если же вед
то в этом случае, ка
равновесия не будет
тором, который вы
состояния.

Теперь посмотрим
зней проводится от
С этой целью из
дающейся в равновес
были отобраны кур
лены с аналогичным
генотипов $p^2+2pq+q^2$

Подсчитаем
(48.2+53)
определим
 $p = \frac{62.2}{111.2}$
тогда при
каждого по
(0.5429)

кономерностей наследования этого признака ■ панмиктической группе кур было получено соотношение генотипов $10-23-13=46$, что соответствовало расщеплению по фенотипу: 1 золотистая : 2 промежуточные : 1 черная.

Проверим, находится ли популяция такого строения в состоянии равновесия: $p^2q^2 = \left(\frac{2pq}{2}\right)^2$; подставив значения, получим $1 \cdot 1 = \left(\frac{2}{2}\right)^2$, то есть $1=1$, ■ это значит, что если будет происходить свободное скрещивание и отсутствовать отбор, то состав популяции останется неизменным ■ течение следующих поколений, однако надо сказать, что если популяция находится в состоянии равновесия по одной паре генов, то совсем не обязательно, чтобы она была в таком же состоянии по другим аллелям. В качестве примера можно назвать племенную работу по улучшению основных хозяйственно-полезных признаков современных пород и линий птиц, в результате чего происходит сдвиг генных частот и нарушение состояния равновесия. По другим признакам, по которым селекция не ведется, можно встретиться с явлением равновесия. Если же ведется селекция по типизации породы, то в этом случае, как и по количественным признакам, равновесия не будет, так как отбор является тем фактором, который выводит популяцию из равновесного состояния.

Теперь посмотрим, что происходит ■ популяции, если ■ ней проводится отбор по данному признаку.

С этой целью из панмиктической группы птиц, находящейся в равновесном состоянии, по окраске оперения были отобраны куры, имеющие золотистую шейку, и спарены с аналогичными петухами. В F_1 имели соотношение генотипов $p^262+2pq53+q^248=163$. Проверим равновесие:

$$62 \cdot 48 = \left(\frac{53}{2}\right)^2, \text{ что не равно, так как } 2976 \neq 702,25.$$

Подсчитаем общую концентрацию генов: $(62 \cdot 2 + 53) + (48 \cdot 2 + 53) = 326$ или простым путем: $163 \cdot 2 = 326$. Затем определим концентрацию генов в долях единицы:

$$p = \frac{62 \cdot 2 + 53}{326} = 0,5429 \text{ и } q = \frac{48 \cdot 2 + 53}{326} = 0,4571,$$

тогда при условии свободного скрещивания состав следующего поколения будет:

$$(0,5429p + 0,4571q)^2 = 0,2948pp + 0,4963pq + 0,2089qq.$$

Теоретическое или ожидаемое число птиц каждого генотипа будет равно частоте генотипов, помноженной на общее число особей в группе:

$$pp = 0,2948 \cdot 163 = 48,05 \quad pp \approx 48$$

$$pq = 0,4963 \cdot 163 = 80,90 \quad pq \approx 81$$

$$qq = 0,2089 \cdot 163 = 34,05 \quad qq \approx 34$$

Проверим равновесие $48,05 \cdot 34,05 = \left(\frac{80,90}{2}\right)^2$, откуда следует, что $1636,1 = 1636,2$. Расхождение в десятых долях единицы можно отнести за счет округления чисел. В популяции установилось равновесие, но уже с другими концентрациями p и q . Действительно, сравним. До отбора равновесие в панмиктической группе было с концентрациями $p = 0,5$ и $q = 0,5$. После проведения отбора в последующем поколении оно уже составило 0,54 и 0,46, то есть в результате выбраковки доли гомозиготных доминантов концентрация p повысилась, а концентрация q понизилась. Таким образом, равновесие в популяции в результате первого же свободного скрещивания восстановилось, но оно стало уже другим, с другими генными концентрациями. Это не частный случай, а закономерность, открытая Карлом Пирсоном в 1904 г., смысл которой состоит в следующем: если в популяции нарушено равновесие, то после первого же свободного скрещивания она приходит в состояние равновесия, но уже с другими генными концентрациями. Такое скрещивание получило название стабилизирующего.

Остается выяснить вопрос, являются ли отклонения полученных генотипов случайными или они закономерны. Для ответа на этот вопрос используют метод χ^2 (хи-квадрат):

$$\chi^2 = \sum \frac{(f - F)^2}{F},$$

где f — фактическое число генотипов; F — теоретическое число для данной выборки.

Значение χ^2 изменяется от 0 до бесконечности. При этом распределение χ^2 зависит от значения переменных и числа степеней свободы. Для данного примера, в котором рассматривается одна пара аллельных генов и, следовательно, имеется всего три класса, число степеней свободы равно единице, так как первый класс, например p_2 , может

иметь любое значение от 0 до 1, но два других класса уже полностью зависят от величины первого класса. Следовательно, для нашего случая число степеней свободы равно: $\nu = n - 2 = 3 - 2 = 1$.

Определим, по какой причине получилось расхождение между фактическим количеством генотипов и теоретическим (табл. 11). В результате ли того, что исследовалась не вся популяция, а только ее часть, то есть вследствие ошибки выборки, или в результате того, что популяция не находится в равновесии.

ТАБЛИЦА 11

Сравнение теоретического и фактического распределения генотипов

Генотипы	Получено генотипов	Ожидаемое число генотипов	Разница
<i>pp</i>	62	48	14
<i>pq</i>	53	81	-28
<i>qq</i>	48	34	14
Σ	163	163	

Проверим через критерий хи-квадрат:

$$\begin{aligned} \chi^2 &= \Sigma \frac{(f - F)^2}{F} = \frac{(62 - 48)^2}{48} + \frac{(53 - 81)^2}{81} + \\ &+ \frac{(48 - 34)^2}{34} = \frac{14^2}{48} + \frac{-28^2}{81} + \frac{14^2}{34} = \\ &= 4,08 + 9,68 + 5,76 = 19,52, \end{aligned}$$

что доказывает разницу между теоретическим и фактическим распределениями генотипов. На основании этого можно сделать вывод, что в изучаемой популяции равновесие нарушено вследствие изменения соотношения численности генотипов, составляющих популяцию. Это результат отбора кур по окраске оперения. Однако, как только в F_2 было проведено свободное скрещивание, популяция пришла в равновесие с другими генными концентрациями и частотами генотипов по сравнению с исходной группой свободного скрещивания. Это можно еще раз показать на результатах нашего опыта, когда в группе селекционируемой по окраске оперения в F_4 мы имели

соотношение генотипов $94\ pp + 77pq + 47qq = 218$, что соответствовало концентрации $p\ 0,61$ и $q\ 0,39$, хотя в следующем поколении свободного скрещивания наступало равновесие с числовым соотношением $81-104-33=218$.

Следовательно, в самом механизме свободного скрещивания заложен тот аппарат, который стабилизирует популяцию, и свободное скрещивание при этом служит как бы консервативным фактором, стремящимся сохранить соотношение между генотипами в популяции в неизменном состоянии.

Однако эта формула применима лишь для простых случаев наследования по монофакторным признакам, не сцепленным с полом, и по которым не проводится систематический отбор. В случае, когда известна частота встречаемости рецессивного гена, обуславливающего тот или иной признак, можно, используя закон Харди—Вайнберга и закон Пирсона, установить частоту соответствующих генотипов в популяции, не проводя специальных скрещиваний.

НАРУШЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАВНОВЕСИЯ ПОПУЛЯЦИИ, ВЫЗЫВАЕМОЕ ОТБОРОМ, МУТАЦИЯМИ И ОТКЛОНЕНИЯМИ ОТ ПАНМИКСИИ

В любой конкретной популяции систематический отбор приводит к повышению концентрации одних генов и понижению концентрации других. Действие отбора количественно характеризуется коэффициентом отбора s , то есть частью генотипов, не сделавших вклада в следующее поколение. Допустим, что отбор направлен против рецессивных гомозигот и определенная часть (s) особей aa была выбракована. Следовательно, вероятность сделать вклад для этого генотипа равна $1-s$. Число особей, оставивших после себя потомство, характеризует приспособленность определенного генотипа к условиям внешней среды. Поэтому результаты действия отбора на популяцию зависят от способа наследования признака и от коэффициента отбора и исходной частоты гена. Вклад генотипов AA , по которым отбор не проводился, будет равен единице.

Если мы учтем гаметы, представленные тремя генотипами для образования следующего поколения, то эти частоты гамет будут равны произведению исходных частот генотипов и их вкладов в следующее поколение:

генотип	AA	Aa	aa
исходные частоты	p^2	$2pq$	q^2
вклад в следующее поколение	1	$(1 - hs)$	$(1 - s)$
отсеleccionированные особи	p^2	$2pq$	$(1 - hs) q^2(1 - s)$

где p — частота желательного гена в исходной популяции; q — частота нежелательного гена в исходной популяции; s — коэффициент отбора на элиминирование aa ; hs — коэффициент отбора на элиминирование Aa .

Суммировав частоты гамет от трех генотипов, получим выражение $1 - sq(q + 2ph)$. Эта сумма всегда меньше единицы, так как мы исключаем из каждого поколения часть гамет aa и Aa .

Частота желательного генотипа AA в следующем поколении будет:

$$p = \frac{p^2 + pq(1 - hs)}{1 - sq(q + 2ph)}.$$

Изменение в частоте аллеля A при отборе в одном поколении может быть обозначено Δp , которое получают следующим образом:

$$\Delta p = \frac{pqs[q + h(2p - 1)]}{1 - sq(q + 2ph)}.$$

Значения s и hs рассчитывают следующим образом. Например, генотип Aa внес вклад на 8% и генотип aa — на 20% меньше в следующее поколение, чем генотип AA , тогда $s = 1 : 8 = 0,12$ и $hs = 1 : 20 = 0,05$.

Следует сказать, что концентрация нежелательного гена a падает быстро в первых поколениях, но затем этот процесс замедляется, поскольку при низких концентрациях гена a в популяции остается очень мало гетерозигот, вероятность их встречи между собой чрезвычайно мала и эффективность отбора снижается к нулю. Поэтому уровень элиминации нежелательного гена из популяции в значительной мере определяется степенью доминирования и частоты генов.

Селекция на доминантный ген наиболее эффективна в том случае, если частота гена незначительна.

С увеличением частоты снижается эффективность селекции.

Если нежелательный ген наследуется по типу сверхдоминирования, тогда отбор при разных значениях интен-

сивности селекции направлен против рецессивных и доминантных гомозигот. В этом случае в популяции присутствуют все три группы АА, Аа и аа и, несмотря на непрерывное действие отбора в популяции, устанавливается равновесие, так как понижение концентрации q компенсируется падением концентрации p . При этом отношение между концентрациями p и q обратно пропорционально коэффициентам отбора.

В других случаях, когда определенные группы особей спариваются между собой и дают потомство чаще, чем другие, это также может быть причиной выраженного нарушения сбалансированности генов. Случайные скрещивания получили названия панмиксии, подлинная картина которых может наблюдаться в очень больших популяциях, и поэтому закон Харди—Вайнберга полностью применим лишь к панмиктическим популяциям. Распространенным отклонением от панмиксии является различной степени инбридинг, который неизбежен в небольших изолированных группах особей, входящих в большую популяцию. Случайный инбридинг часто приводит к выявлению рецессивных генов, которые полностью никогда не удаляются из популяции, сохраняются в ней в виде фонда, который может быть использован, если при изменении условий меняется программа отбора. Что касается влияния мутаций на изменение генетического равновесия, то следует сказать, что мутационный процесс протекает в популяциях домашних животных очень медленно, и поэтому те мутации, которые возникают в стадах, редко могут быть использованы непосредственно в селекционном процессе. Соответственно они оказывают лишь незначительное влияние на частоту генов в популяции. Тем не менее животновод может иметь дело с мутациями, которые возникли значительно раньше и сохранялись долгое время в скрытом состоянии, а при благоприятных условиях в результате встречи двух одинаковых гетерозигот перешли в гомозиготное состояние. Следовательно, в сочетании с отбором мутации играют важную роль в эволюции домашних животных.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕННЫХ ЧАСТОТ

Генетическое совершенствование популяции приводит к соответствующим изменениям в частоте генов. При этом, если фенотипически можно выделить генотипы од-

При полном панмиксии частота генов в популяции остается постоянной. Если частота гена a равна $0,30$, то частота гена A равна $p = 1 - 0,30 = 0,70$. Частота гетерозиготных особей $2pq = 2 \cdot 0,30 \cdot 0,70 = 0,42$. Частота гомозиготных особей $p^2 = 0,49$ и $q^2 = 0,09$. Проверка: $0,49 + 0,42 + 0,09 = 1$.

Пример. Все поголовье лошадей в стаде состоит из 30 особей. Частота гена a равна $p = 0,14 = 0,37$. Частота гетерозиготных особей $2pq = 2 \cdot 0,14 \cdot 0,86 = 0,24$. Частота гомозиготных особей $p^2 = 0,02$ и $q^2 = 0,76$. Проверка: $0,02 + 0,24 + 0,76 = 1$.

Таким образом, число гетерозиготных особей равно 30, что составляет 37% от общего числа. Закон Харди — Вайнберга в единицах можно отнестись к расчетам. Результаты определения частоты генов в популяции приведены в таблице 12.

Результаты определения частоты генов	
Генотип	Число генотипов
АА	9
Аа	30
аа	26
Итого	65

Приведенный метод можно использовать лишь в том случае, когда частота генов в популяции известна.

ной, определенной системы генов, частоту встречаемости гена в популяции или выборке определяют путем простого подсчета их. Допустим, что мы имеем соотношение генотипов $AA9 - Aa30 - aa26 = 65$. У каждой особи по соответствующему признаку имеется 2 гена, тогда всего генов будет $65 \cdot 2 = 130$, в том числе генов $A - 9(2 + 30) = 48$. Отсюда частота гена A составит $48 : 130 = 0,37$, или 37%; частота гена a будет равна $26 \cdot 2 + 30 = 82$, тогда $82 : 130 = 0,63$, или 63%.

При полном доминировании гетерозиготы Aa не отличаются от гомозигот AA . В этом случае установить количество гетерозигот прямым подсчетом в селекционированной группе невозможно. Эту задачу можно решить с помощью уже известной формулы Харди — Вайнберга: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$.

Пример. Все поголовье имеющихся кур в выборке (65) принимается за 1, тогда доля особей с генотипом AA будет: $p^2 = 9 : 65 = 0,14$, с генотипом aa — $q^2 = 26 : 65 = 0,40$. Отсюда частота гамет с геном A равна $p = \sqrt{0,14} = 0,37$, гамет с геном a — $q = \sqrt{0,40} = 0,63$ и частота гетерозиготных особей — $2pq = 2 \cdot 0,37 \cdot 0,63 = 0,47$.

Таким образом, число гетерозигот по прямому подсчету равно 30, что составляет в долях единицы 0,46, а по формуле Харди — Вайнберга — 0,47. Разницу в сотых долях единицы можно отнести за счет округления чисел в расчетах.

Результаты определения генных частот приведены в таблице 12.

ТАБЛИЦА 12

Результаты определения генных частот

Генотипы	Число генотипов	От общего числа генотипов	
		%	доли единицы
AA	9	14,0	0,14
Aa	30	46,0	0,46
aa	26	40,0	0,40
Всего	65	100,0	1,00

Приведенный метод определения генных частот можно использовать лишь тогда, когда в изучаемой выборке

предполагается равновесие. В противном случае вычисленные частоты могут сильно отклоняться от действительных. При наличии генетического равновесия доля гетерозигот с двумя аллелями никогда не превышает 0,5.

Для определения числа возможных сочетаний воспользуемся таблицей 13, в которой указано число особей с различными генотипами.

Приведенный метод квадратных корней можно применять и для определения частоты генов во многих других системах с множественными аллелями, которые довольно часто встречаются у сельскохозяйственных птиц. При этом частоту зигот в системе множественных аллелей получают путем разложения многочлена $(p_1 + p_2 + p_3 + \dots + p_n)^2$, где $p_1, p_2 \dots p_n$ обозначают частоты отдельных аллелей.

ТАБЛИЦА 13

Частоты возможных генотипов с двумя аллелями

Женские гаметы	Мужские гаметы	
	A $p=0,37$	a $q=0,63$
A $p=0,37$	AA 0,1369	Aa 0,2331
a $q=0,63$	Aa 0,2331	aa 0,3969

СПОСОБЫ ВЫРАЖЕНИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ НАСЛЕДУЕМОСТИ

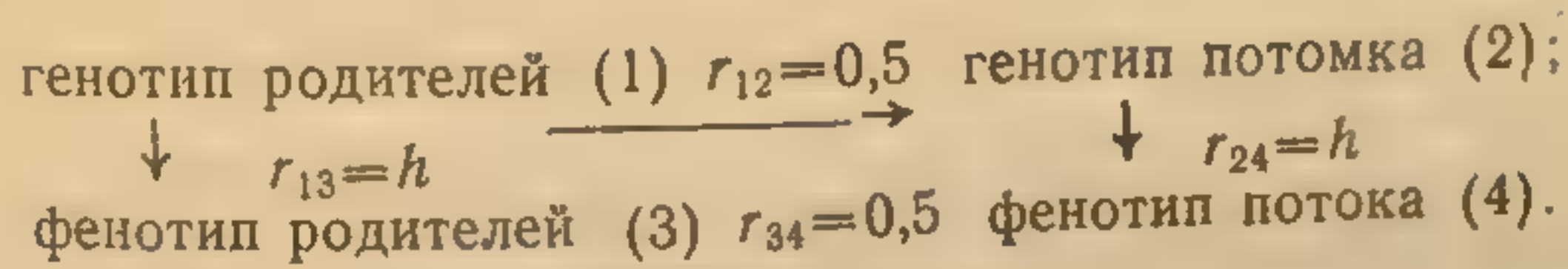
В селекционной работе наибольшее значение для повышения продуктивности животных имеет генетически обусловленная изменчивость. Если же на изменчивость признаков основное влияние оказывает внешняя среда, то отбор фенотипически лучших особей не изменяет качества следующих поколений. Поэтому для селекционера важно знать относительные доли влияния на изменчивость признака наследственности и среды. Различают наследуемость в широком и узком смысле слова. Наследуемость в широком смысле — это величина всего генетического разнообразия, обусловленного аддитивным действием, доминированием и эпистазом. Наследуемость в узком смысле учитывает генетическое разнообразие, обусловленное только аддитивным действием генов.

При расчете коэффициента наследуемости принимается во внимание только изменчивость, вызываемая аддитивными генами, которая отвечает характеристике племенных качеств птицы и имеет прямое отношение к ее продуктивности. Части изменчивости, вызываемые доминированием и эпистазом, малы и чаще всего взаимно исключают друг друга. Поэтому при расчете во внимание не принимаются. Следовательно, под коэффициентом наследуемости (c^2h^2) подразумевают отношение аддитивной дисперсии к фенотипической, то есть наследственную обусловленность не самого признака, а его разнообразие (изменчивость). Значение возведено в квадрат, так как отношение генетической дисперсии к фенотипической представляет собой квадрат путевого коэффициента (h) между генотипом и фенотипом.

Под наследованием признаков понимается наследование генов, их обуславливающих, а не самих признаков.

Признаки же развиваются в процессе онтогенеза особи, и развитие их зависит как от действия генов, так и от влияния условий внешней среды. Чем большее влияние на развитие признаков оказывают внешние условия, тем меньше будет коэффициент наследуемости, и наоборот.

Для расчета показателя наследуемости в конкретном стаде существуют различные методы. Некоторые из них основаны на использовании корреляционных связей между родственниками. В основу этих показателей положена разработанная С. Райтом схема, соединившая коэффициентами путей четыре группы, которые можно изобразить так:



При рассмотрении этой модели исходят из предположения, что популяция находится в генетическом равновесии, происходит свободное спаривание пар и что связь между генотипами родственных групп птиц прямолинейна и поэтому может быть выражена коэффициентом корреляции. Величина корреляции между генотипами родителей и потомков принимается за 0,5, а между генотипами и фенотипами у родителей и у детей связь выражается величиной $h=r_{13}=r_{24}$, где h — это коэффициент пути от генотипа к фенотипу.

В предложенной модели коэффициент корреляции между фенотипами родителей и детей равен произведению коэффициентов путей по остальным звеньям от 3 до 4:

$$r_{34} = h \cdot 0,5 \cdot h = 0,5h^2.$$

Поскольку в схеме неизвестна величина h , а известны корреляции между фенотипами и генотипами родителя и потомка, то путем преобразования равенства можно определить величину c^2h^2 :

$$c^2h^2 = 2r \text{ (родители — дети).}$$

Наиболее распространенные формулы коэффициента наследуемости следующие:

$c^2h^2 = 2r$ п/р, то есть удвоенный коэффициент фенотипической корреляции между признаками матерей и их дочерей (или сыновей и отцов). Эту формулу применяют в тех случаях, когда различия в разнообразии признаков у родителей и потомков незначительны. При неодинаковой степени отбора среди родителей и детей показатели разнообразия признака резко различаются, тогда лучше пользоваться такой формулой: $c^2h^2 = 2R$ п/р, то есть выражать коэффициент наследуемости через удвоенный коэффициент регрессии. Сравнение коэффициентов корреляции и регрессии показало, что коэффициенты регрессии меньше зависят от генетической структуры популяции, чем коэффициенты корреляции. Это свойство коэффициента регрессии позволяет сохранять его значение при изменении структуры популяции. Поэтому лучшие результаты дает формула $c^2h^2 = 2R$ п/р.

Если же матери не учтены или неизвестны, а имеются сведения только об отцах, то коэффициент наследуемости определяется как учетверенный коэффициент корреляции между сестрами по отцу (полусестрами) по формуле: $c^2h^2 = 4r$ п/с. Во всех этих случаях c^2h^2 — коэффициент в узком смысле слова.

Следует отметить, что применение приведенных методов расчетов коэффициента наследуемости не позволяет определять отдельно генотипическое влияние матерей и отцов на продуктивные качества потомства. Кроме этого, иногда получаются значения отрицательные или превышающие единицу. Поэтому один из самых эффективных методов определения коэффициента наследуемости признака — основанный на дисперсионном анализе.

Дисперсионный анализ наследуемости

При расчете коэффициента наследуемости дисперсионным методом необходимо разложить общую фенотипическую изменчивость на составляющие ее части — генотипическую (σ_H^2) и паратипическую (σ_E^2), то есть внутригрупповую величину изменчивости между сибсами, обусловленную влиянием условий внешней среды. Кроме этого, определяют долю генотипического разнообразия в общем фенотипическом разнообразии. Доля генетической

вариансы — показатель наследуемости, то есть $h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma^2_E}$.

Практически дисперсию выражают суммой квадратов центральных отклонений, деленных на число степеней свободы. При этом коэффициент наследуемости по отцам рассчитывают по изменчивости между средними показателями потомков отца (полусибсами), а величина изменчивости между сибсами дает возможность определить h^2 по матерям.

Для расчета коэффициента наследуемости с использованием дисперсионного анализа обрабатывают однофакторные и двухфакторные, полные или иерархические комплексы. Из двухфакторных комплексов практически можно использовать только иерархические, так как невозможно, чтобы все петухи были спарены с одинаковым количеством кур, а те, в свою очередь, имели бы равное число потомков.

Из многих существующих методов определения коэффициента наследуемости мы остановимся только на тех, которые находят наибольшее применение в работе селекционера-птицевода.

Сначала рассмотрим однофакторный случай. В связи с тем, что в птицеводстве мы имеем дело, как правило, с большим поголовьем птиц, число которых в группах неодинаково, то определение коэффициента наследуемости h^2 проведем однофакторным неравномерным комплексом методом отклонений от условной точки отсчета по формуле:

$$h^2 = \frac{C_x}{C_y},$$

где C_x — дисперсия, обусловленная генетическим разнообразием в группах родственных особей; C_y — общая дисперсия признака.

Коэффициент наследуемости в этом методе получается из обработки статистического комплекса, в котором градациями служат классы отцов. Влияние наследуемости матерей не учитывают. Однако возможны случаи, когда учитывают влияние наследуемости матерей, а не отцов. Методика обработки однофакторного неравномерного комплекса с градациями по классам отцов (n_x) методом произведения представлена в таблице 14. При обработке этого комплекса вначале по горизонтальным строкам на-

ТАБЛИЦА 14

Дисперсионный анализ наследуемости живой массы (кг) цыплят-бройлеров в однофакторном неравномерном комплексе

Потомки (x)	Отцы (y)							Σn_x	a_x	$\Sigma n_x a_x$	$\Sigma n_x a_x^2$
	1,8	1,7	1,6	1,5	1,4	1,3	1,2				
1,8	14	2	—	—	—	—	—	16	4	64	256
1,7	21	20	3	1	1	—	—	46	3	138	414
1,6	29	27	10	1	2	1	—	70	2	140	280
1,5	14	34	1	12	8	1	—	87	1	87	87
1,4	7	35	22	16	8	2	—	90	0	0	0
1,3	—	6	13	6	2	2	1	30	-1	-30	30
1,2	—	—	5	2	3	—	1	11	-2	-22	44
Σn_y	85	124	71	38	24	6	2	350	—	$\Sigma (\Sigma n_x a_x^2) = 1111$	
$\Sigma (n_y a_x)$	191	150	24	7	7	1	-3	$\Sigma (\Sigma n_x a_x) = 377$			
$\Sigma (n_y a_x)^2$	429,2	181,5	8,1	1,3	2,0	0,2	4,5	$\Sigma \frac{(\Sigma n_y a_x)^2}{\Sigma n_y} = 626,8$			

ходим значения Σn_x , $\Sigma n_x a_x$ и $\Sigma n_x a_x^2$. Данные для выражения $(\Sigma n_y a_x)$ получаем следующим образом. По клеткам каждого столбца умножаем частоты на отклонение a_x , а именно:

- 1-й столбец: $14 \cdot 4 + 21 \cdot 3 + 29 \cdot 2 + 14 \cdot 1 + 7 \cdot 0 = 191$;
 2-й " " $2 \cdot 4 + 20 \cdot 3 + 27 \cdot 2 + 34 \cdot 1 + 35 \cdot 0 + 6 \cdot -1 = 150$;
 3-й " " $3 \cdot 3 + 10 \cdot 2 + 18 \cdot 1 + 22 \cdot 0 + 13 \cdot -1 + 5 \cdot 2 = 24$;
 4-й " " $1 \cdot 3 + 1 \cdot 2 + 12 \cdot 1 + 16 \cdot 0 + 6 \cdot -1 + 2 \cdot -2 = 7$;
 5-й " " $1 \cdot 3 + 2 \cdot 2 + 8 \cdot 1 + 8 \cdot 0 + 2 \cdot -1 + 3 \cdot -2 = 7$;
 6-й " " $1 \cdot 2 + 1 \cdot 1 + 2 \cdot 0 + 2 \cdot -1 = 1$;
 7-й " " $1 \cdot -1 + 1 \cdot -2 = -3$.

В последней строке возведенное в квадрат значение $\Sigma (n_y a_x)$ делим на частоты класса Σn_y , которые затем суммируем, что дает 626,8.

Вычислим дисперсии:

$$C = \frac{[\sum(\sum n_x a_x)]^2}{N} = \frac{377^2}{350} = 406,1;$$

$$C_y = \sum(\sum n_x a_x^2) - C = 1111 - 406,1 = 704,9;$$

$$C_x = \sum \frac{\sum (n_y a_x)^2}{\sum n_y} - C = 626,8 - 406,1 = 220,7;$$

$$C_e = C_y - C_x = 704,9 - 220,7 = 484,2.$$

Определим коэффициент наследуемости по отцам:

$$h^2 = \frac{C_x}{C_y} = \frac{220,7}{704,9} = 0,31, \text{ или } 31\%.$$

Последний этап — вычисление критерия достоверности наследуемости:

$$F = \frac{h^2(N-l)}{(1-h^2)(l-1)} = \frac{0,31(350-7)}{(1-0,31)(10-1)} = \frac{106,3}{4,14} = 25,7;$$

$$v_1 = l - 1 = 7 - 1 = 6; \quad v_2 = N - l = 350 - 7 = 343.$$

По таблице находим величину $F_{st} = 3,8-2,8-2,1$, что указывает на высокодостоверное значение полученного коэффициента наследуемости. Рассчитанный коэффициент наследуемости $h^2 = \frac{C_x}{C_y}$ — дисперсионным методом

дает наследуемость в широком смысле слова. Это важно учитывать при определении метода селекции, так как если коэффициент наследуемости в широком смысле значительно больше наследуемости в узком смысле слова, то массовая селекция оказывается малоэффективной в связи с тем, что аддитивная наследственность меньше, чем наследственность неаллельных взаимодействий. Когда же обе формы наследственности близки друг к другу, то влияние аддитивной наследственности большое и массовая селекция будет эффективной.

Иногда коэффициент наследуемости выражают через показатель силы влияния фактора (r_ω). В этом случае величину дисперсии в дисперсионном анализе переводят в показатель варiances σ^2 , которая называется также

средним квадратом и обозначается символом ms . Следовательно, средние квадраты по воздействующим факторам — дисперсии, взвешенные на соответствующее число степеней свободы. Для данного примера расчет ведут следующим образом:

$$\sigma_x^2 = \frac{C_x}{l-1} = \frac{220,7}{7-1} = 36,78;$$

$$\sigma_e^2 = \frac{C_e}{N-l} = \frac{484,2}{350-7} = 1,41;$$

$$\sigma_a^2 = \frac{\sigma_x^2 - \sigma_e^2}{n_0} = \frac{36,78 - 1,41}{44,19} = 0,80,$$

где n_0 усредненное значение повторностей в каждой градации. Для подсчета n_0 применяют формулу $n_0 = \frac{1}{l-1} \left(N - \frac{\sum (\sum n_y)^2}{N} \right)$,

тогда

$$n_0 = \frac{1}{7-1} \left(350 - \frac{85^2 + 124^2 + 71^2 + 38^2 + 24^2 + 6^2 + 2^2}{350} \right) = \\ = \frac{1}{6} \left(350 - \frac{29702}{350} \right) = \frac{1}{6} (350 - 84,86) = 44,19$$

и

$$r_w = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_e^2 + \sigma_a^2} = \frac{0,80}{1,41 + 0,80} = 0,36.$$

Характеристика показателя силы влияния фактора через коэффициент внутриклассовой корреляции дает возможность получать довольно точную информацию о доле факториального разнообразия в общем фенотипическом разнообразии.

Вычисление коэффициента наследуемости по иерархическому комплексу по сумме квадратов

В птицеводстве коэффициент наследуемости количественных признаков чаще всего рассчитывают иерархическим комплексом по следующей схеме (рис. 7). Использование иерархического комплекса при анализе результатов племенной работы удобнее и проще, чем при-

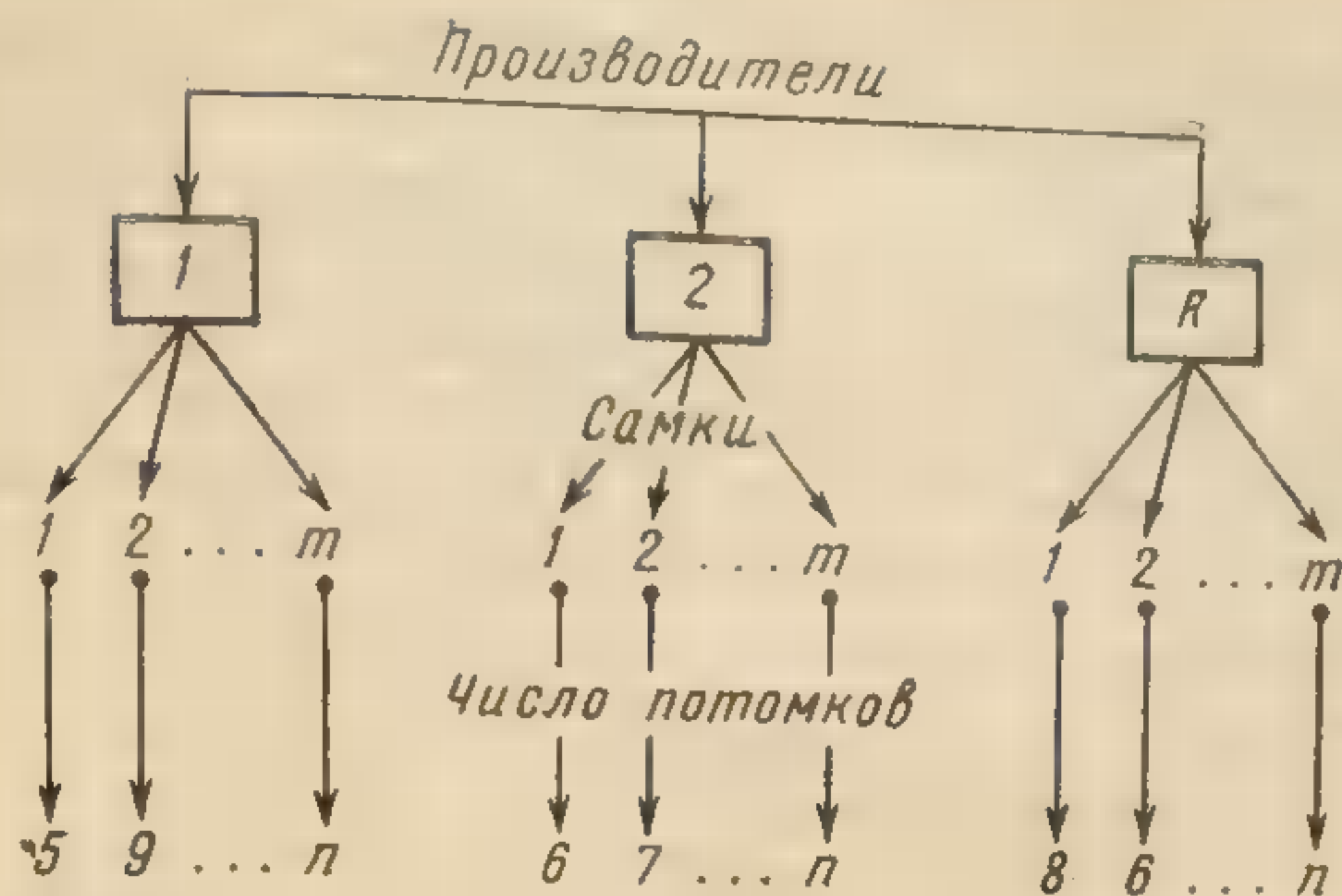


Рис. 7. Схема организации неравномерного иерархического комплекса.

менение двухфакторного неиерархического комплекса (в этом случае необходимы полиаллельные скрещивания), но иерархический комплекс не дает возможности рассчитать в отдельности влияние матерей и их взаимодействие. Это легко понять, так как в отличие от неиерархического комплекса каждую градацию второго фактора сопоставляют с одной градацией первого, поэтому, например, специфическую реакцию какой-либо курицы из первой группы на скрещивание с разными петухами определить нельзя.

Коэффициент наследуемости по иерархическому комплексу можно вычислять двумя методами — расчет h^2 по вариансе с разложением среднего квадрата и по сумме квадратов. Коэффициенты наследуемости, рассчитанные этими двумя методами, близки по значению, но первый метод, основанный на разложении среднего квадрата, сложнее и иногда приводит к получению минусовых величин h^2 , поэтому его реже применяют в биологических исследованиях.

Рассмотрим методику расчета коэффициента наследуемости по сумме квадратов. Общая изменчивость комплекса, оцениваемая через сумму квадратов отклонений от средней комплекса, разбивается на межгрупповую и изменчивость внутригрупповую. Межгрупповая изменчивость отражает разницу между генотипами производителей, а внутригрупповая изменчивость определяется другими причинами — не генетического характера и возникает вследствие колебаний каждого по-

казателя продуктивности дочери по отношению к средней всех дочерей производителя.

Первичные расчеты коэффициента наследуемости яйценоскости кур в двухфакторном неравномерном иерархическом комплексе приведены в таблице 15. По одному петуху (№ 1) расчет изложен подробно, по другим петухам приведены только итоговые данные.

Используя эти данные, вычислим сумму квадратов (дисперсии):

по отцам

$$C_A = \Sigma \frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{\Sigma n} - \frac{(\Sigma \Sigma \Sigma x)^2}{N},$$

где $\Sigma \Sigma x$ — продуктивность полусибсов (дочерей) одного петуха, а $\Sigma \Sigma \Sigma x$ — продуктивность потомков всех петухов, по которым вычисляется генетическая изменчивость, тогда

$$C_A = 11\,760\,455 - \frac{(54\,640)^2}{254} = \\ = 11\,760\,455 - 11\,754\,053 = 6402;$$

по матерям и взаимодействиям

$$C_B = \Sigma \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} - \Sigma \frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{\Sigma n},$$

где Σx — продуктивность сибсов, тогда $C_B = 11\,781\,923 - 11\,760\,455 = 21\,468$;

по обоим родителям

$$C_x = \Sigma \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} - \frac{(\Sigma \Sigma \Sigma x)^2}{N} =$$

$$= 11\,781\,923 - 11\,754\,053 = 27\,870$$

или

$$C_x = C_A + C_B = 6402 + 21\,468 = 27\,870.$$

Случайная изменчивость (влияние условий внешней среды)

$$C_e = \Sigma \Sigma \Sigma x^2 - \Sigma \Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n},$$

где $\Sigma \Sigma \Sigma x^2$ — сумма квадратов варьирующего признака (яйценоскости) по каждой дочери петухов, тогда

$$C_e = 11\,820\,309 - 11\,781\,923 = 38\,386;$$

Номер петуха	Номер курицы	Яйценоскость (x) потомства	n	Σx	$\Sigma \Sigma x$	$\Sigma \Sigma \Sigma x$
1	1	201-194-214-203-218	5	1030	1030	5150
	2	212-222-206-232-232	5	1104	1104	5520
	3	218-226-216-222-222	5	1084	1084	5420
	4	214-230-232-218-218	5	1082	1082	5410
	5	240-184-206-206-218	5	1054	1054	5270

ТАБЛИЦА 15

Примерный расчет коэффициента наследуемости яйценоскости кур

Номер петуха	Номер курицы	Яйценоскость (x) потомства	n	Σx	$\frac{(\Sigma x)^2}{n}$	Σx^2	$\frac{(\Sigma \Sigma x)^2}{\Sigma n}$
1	1	201—194—214—203—218	5	1 030	212 180	212 566	$\frac{(9428)^2}{43} =$ $88\,887\,184:43$ $=2\,067\,143$
	2	212—222—206—232—232	5	1 104	243 763	244 106	
	3	218—226—216	3	660	145 200	145 256	
	4	243—230—232—222	4	927	214 832	215 057	
	5	200—184—226—218	4	828	171 386	172 456	
	6	227—230—206—218—203	5	1 084	235 011	235 598	
	7	230—228—214—223—232	5	1 127	254 025	254 233	
	8	216—210—234—231—203	5	1 094	239 367	240 082	
	9	251—236—210	3	697	161 936	162 797	
	10	203—218—224—232	4	877	192 282	192 733	
1	10		43	9 428	20 69 992	2 074 884	2 067 143
2	11		37	7 848	1 682 178	1 688 258	1 664 624
3	12		39	8 407	1 816 027	1 820 127	1 812 247
4	12		39	8 609	1 910 131	1 908 181	1 900 381
5	13		49	10 660	2 323 117	2 324 046	2 319 093
6	13		47	9 688	1 980 478	2 004 813	1 996 965
По 6 петухам	По 71 курице		254	54 640	11 781 923	11 820 309	11 760 455

общая фенотипическая изменчивость

$$C_y = \sum \sum \sum x^2 - \frac{(\sum \sum \sum x)^2}{N} =$$

$$= 11\,820\,309 - 11\,754\,053 = 66\,256.$$

В любых случаях

$$C_A + C_B + C_e = C_y, \text{ то есть } 6402 + 21\,468 +$$

$$+ 38\,386 = 66\,256.$$

Дальнейший расчет коэффициента наследуемости проводят после определения достоверности различий между группами и внутри групп, так как, какое бы высокое значение ни принимала величина h^2 в эксперименте, генеральное значение показателя наследуемости не отличается достоверно от нуля, если полученное в работе значение критерия F ниже табличного. Вначале определяют средние квадраты по факторам:

$$S_A^2 = \frac{C_A}{l-1} = \frac{6402}{6-1} = 1280,4;$$

$$S_B^2 = \frac{C_B}{m-l} = \frac{21\,468}{71-6} = 330,3;$$

$$S_X^2 = \frac{C_x}{m-1} = \frac{27\,870}{71-1} = 398,1;$$

$$S_e^2 = \frac{C_e}{N-m} = \frac{38\,386}{254-71} = 209,8.$$

Затем определяют критерий достоверности:

$$F_A = \frac{S_A^2}{S_B^2} = \frac{1280,4}{330,3} = 3,9$$

$$(F_{\text{табл.}} = 2,4 - 3,3 - 4,7);$$

$$F_B = \frac{S_B^2}{S_e^2} = \frac{330,3}{209,8} = 1,6$$

$$(F_{\text{табл.}} = 1,3 - 1,5 - 1,8);$$

$$F_x = \frac{S_x^2}{S_e^2} = \frac{398,1}{209,8} = 1,9$$

$$(F_{\text{табл.}} = 1,3 - 1,5 - 1,8).$$

Определив достоверность влияния факторов, вычисляют коэффициент наследуемости, который будет равен отношению факториальных сумм квадратов к общей:

по отцу

$$h_s^2 = \frac{C_A}{C_y} = \frac{6402}{66\,256} = 0,097;$$

по матерям и взаимодействиям — сочетаемость

$$h_d^2 = \frac{C_B}{C_y} = \frac{21\,468}{66\,256} = 0,324;$$

$$h_{s+d}^2 = \frac{C_x}{S_y} = \frac{27\,870}{66\,256} = 0,421.$$

По случайной изменчивости находим долю влияния условий жизни, то есть

$$h_e^2 = \frac{C_e}{C_y} = \frac{38\,386}{66\,256} = 0,579.$$

Общая фенотипическая изменчивость будет равна

$$h_s^2 + h_d^2 + h_e^2 = 0,097 + 0,324 + 0,579 = 1.$$

Вычисление показателя наследуемости по иерархическому комплексу с разложением среднего квадрата

При вычислении показателя наследуемости с разложением среднего квадрата точность всех расчетов вплоть до определения критерия достоверности влияния факторов остается такой же, как и при вычислении по сумме квадратов. Однако в дальнейшем при вычислении оценок факториальных вариантов пользуются приближенными расчетами по способу, предложенному Дж. Снедекором. Факториальные варианты рассчитывают по формулам:

для фактора А

$$\sigma_A^2 = \frac{S_A^2 - S_B^2}{(mn)_0};$$

для фактора В

$$\sigma_B^2 = \frac{S_B^2 - S_e^2}{n_0};$$

общее влияние факторов

$$\sigma_x^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2;$$

случайные причины

$$S_e^2 = \sigma_e^2;$$

общая изменчивость

$$\sigma_y^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_e^2.$$

Для подсчета $(mn)_0$ и n_0 применяют следующие формулы:

$$(mn)_0 = \frac{1}{l-1} \left(N - \frac{\Sigma(\Sigma n)^2}{N} \right); \quad n_0 = \frac{n_{0A} + n_{0B}}{2},$$

где

$$n_{0A} = \frac{1}{l-1} \left(\sum \frac{\Sigma(n)^2}{\Sigma n} - \frac{\Sigma \Sigma(n)^2}{N} \right) \text{ и}$$

$$n_{0B} = \frac{1}{\Sigma m - l} \left(N - \sum \frac{\Sigma(n)^2}{\Sigma n} \right).$$

Эти величины отражают средневзвешенное (геометрическое) количество потомства, приходящееся на одну мать и отца, и входят в теоретический состав вариантов и коварианс.

Для примера воспользуемся данными, полученными при расчете коэффициента наследуемости яйценоскости кур по сумме квадратов. Находим вспомогательные величины:

$$\begin{aligned} (mn)_0 &= \frac{1}{l-1} \left(N - \frac{\Sigma(\Sigma n)^2}{N} \right) = \frac{1}{6-1} \left(254 - \right. \\ &\quad \left. - \frac{43^2 + 37^2 + 39^2 + 39^2 + 49^2 + 47^2}{254} \right) = \\ &= \frac{1}{5} \left(254 - \frac{1849 + 1369 + 1521 + 1521 + 2401 + 2209}{254} \right) = \\ &= \frac{1}{5} \left(254 - \frac{10870}{254} \right) = 42,24; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 n_{0A} &= \frac{1}{l-1} \left(\sum \frac{\Sigma(n)^2}{\Sigma n} - \frac{\Sigma \Sigma(n)^2}{N} \right) = \\
 &= \frac{1}{6-1} \left(\frac{5^2 + 5^2 + 3^2 + 4^2 + 4^2 + 5^2 + 5^2 + 5^2 + 3^2 + 4^2}{43} + \right. \\
 &\quad + \frac{4^2 + 5^2 + \dots + 6^2}{37} + \frac{5^2 + 6^2 + 5^2 + \dots + 4^2}{39} + \\
 &\quad + \frac{4^2 + 5^2 + 4^2 + \dots + 5^2}{39} + \frac{6^2 + 5^2 + 4^2 + \dots + 3^2}{49} + \\
 &\quad \left. + \frac{5^2 + 3^2 + 4^2 + \dots + 5^2}{47} - \frac{5^2 + 5^2 + 4^2 + 6^2 + \dots + 4^2 + 3^2}{254} \right) = \\
 &= \frac{1}{5} \left(\frac{191}{43} + \frac{173}{37} + \frac{184}{39} + \frac{187}{39} + \frac{214}{49} + \frac{203}{47} - \right. \\
 &\quad \left. - \frac{191 + 173 + 184 + 187 + 214 + 203}{254} \right) = \\
 &= \frac{1}{5} (4,44 + 4,68 + 4,72 + 4,80 + 4,37 + 4,32 - 4,54) = \\
 &= \frac{1}{5} (27,33 - 4,54) = 4,56; \quad n_{0B} =
 \end{aligned}$$

$$= \frac{1}{\Sigma m - l} \left(N - \sum \frac{\Sigma(n)^2}{\Sigma n} \right) = \frac{1}{71-6} (254 - 27,33) = 3,49$$

$$n_0 = \frac{n_{0A} + n_{0B}}{2} = \frac{4,56 + 3,49}{2} = 4,03.$$

Получив вспомогательные величины, можно определить факториальные варианты:

$$\sigma_A^2 = \frac{S_A^2 - S_{\square}^2}{(mn)_0} = \frac{1280,4 - 330,3}{42,24} = 22,49;$$

$$\sigma_B^2 = \frac{S_B^2 - S_e^2}{n_0} = \frac{330,3 - 209,8}{4,03} = 29,9;$$

$$\sigma_x^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 = 22,49 + 29,9 = 52,39$$

и общая фенотипическая изменчивость

$$\sigma_y^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_e^2 = 22,49 + 29,9 + 209,8 = 262,2.$$

Показатель наследуемости тогда будет равен:
по отцам

$$c^2h^2_s = \frac{4\sigma_A^2}{\sigma_v^2} = \frac{4 \cdot 22,49}{262,2} = 0,343;$$

по матерям и взаимодействиям

$$c^2h^2_d = \frac{4\sigma_B^2}{\sigma_v^2} = \frac{4 \cdot 29,9}{262,2} = 0,456;$$

$$c^2h^2_{s+d} = \frac{2(\sigma_A^2 + \sigma_B^2)}{\sigma_v^2} = \frac{2(22,49 + 29,9)}{262,2} = 0,40.$$

В данном случае мы определили коэффициент наследуемости в узком смысле слова. При этом общий коэффициент наследуемости не является суммой коэффициентов наследуемости по отцу и матери, а лишь приблизительно соответствует их половинной сумме, в то время как h^2_{s+d} , полученный из суммы квадратов, представляет собой коэффициент наследуемости по отцу и матери.

Стандартную ошибку при расчете коэффициента наследуемости вычисляют по следующей формуле:

$$\left(c^2h^2 + \frac{4}{\Sigma n} \right) \cdot \sqrt{\frac{2}{l}},$$

где Σn — число потомков на одного отца, а l — число отцов.

$$\left(0,40 + \frac{4}{42,24} \right) \cdot \sqrt{\frac{2}{6}} = 0,286.$$

Во всех случаях ошибка не может быть меньше, чем

$$c^2h^2 \cdot \sqrt{\frac{2}{l}}, \text{ или } 0,40 \cdot \sqrt{\frac{2}{6}} = 0,231.$$

Связь между показателем наследуемости и генетической и фенотипической корреляциями

Математическое изучение этого вопроса показало, что коварианса родитель — потомок включает в себя половину аддитивной вариации (в связи с чем коэффициент корреляции и умножают на 2), а также небольшую долю

вариансы эпистаза. Коварианса между полусибсами включает $1/4$ аддитивной вариации (поэтому соответствующий коэффициент умножают на 4) и незначительную долю вариации эпистаза. Коварианса же между полными сибсами включает в себя, кроме половины аддитивной вариации, еще $1/4$ вариации доминирования и значительную долю вариации эпистаза. Поэтому определение показателя наследуемости по коэффициенту корреляции между полными сибсами дает завышенное значение h^2 .

Генетическое сходство между полусестрами и полубратьями, как уже отмечалось в начале раздела, выражают числом генетической корреляции $r_{GG} = 0,5 \cdot 0,5 = 0,25$. Поскольку генотип этих потомков выражается через их фенотип, то здесь участвует еще один фактор — фенотипическая корреляция, тогда получим:

$$r_{F_1E_2} = h \cdot 0,5 \cdot 0,5 \cdot h = r_G h^2,$$

где h — путевые коэффициенты.

Следовательно, фенотипическая корреляция, отражающая степень фенотипического проявления одного и того же признака у родственных животных, выражаются формулой $r_F = r_G h^2$ или

$$h^2 = \frac{r_F}{r_G},$$

то есть, чем больше коэффициент генетической корреляции, тем больше r_F будет приближаться к h^2 ; для идентичных близнецов, у которых $r_G = 1$, будет справедливо соотношение $h^2 = r_F$. Таким образом, чем больше родство между животными выборки, тем точнее можно судить

о величине числителя в формуле $h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2}$. Во всех слу-

чаях при вычислении коэффициента наследуемости надо предполагать, что влияние среды на фенотипическое проявление признака мало.

Повторяемость. Оценка коэффициента повторяемости

Под повторяемостью понимают большее или меньшее постоянство структуры фенотипического разнообразия значений определенного признака у одного и того же животного в разных условиях жизни или каких-то пе-

риодов (онтогенеза, года, месяца, цикла и др.). Чем больше варьирует признак (например, яйценоскость и пищевые и инкубационные качества яиц за год), тем меньше будет показатель повторяемости и тем труднее оценить племенные качества особей по ускоренной оценке. Различают возрастную, паратипическую и топографическую повторяемость.

Для оценки повторяемости используют коэффициент повторяемости, который может служить:

- 1) верхним пределом коэффициента наследуемости, так как включает в себя все типы наследственности и влияния внешней среды, вызывающей варьирование признака;
- 2) показателем генотипического разнообразия в группе, линии или популяции;
- 3) определителем надежности применяемых поправочных коэффициентов;
- 4) мерой ошибки опыта.

Наиболее распространенный способ определения коэффициента повторяемости — вычисление коэффициента внутриклассовой корреляции (r_w), который может быть рассчитан на том же иерархическом комплексе, что и коэффициент наследуемости. Покажем это на примере, воспользовавшись для этого данными, полученными при расчете коэффициента наследуемости по иерархическому комплексу. Показатели генетической силы влияния, выраженные через коэффициенты внутриклассовой корреляции, соответствующие коэффициентам детерминации, будут равны:

$$r_w \text{ (по отцам)} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_e^2} = \frac{22,49}{22,19 + 29,9 + 209,8} = 0,086;$$

$$r_w \text{ (по матерям и взаимодействиям)} = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_B^2 + \sigma_A^2 + \sigma_e^2} = \frac{29,9}{29,9 + 22,49 + 209,8} = 0,114;$$

$$r_w \text{ (по обоим факторам)} = r_w \text{ по отцам} + r_w \text{ по матерям и взаимодействиям} = 0,086 + 0,114 = 0,20;$$

$$r_{\omega} \text{ (случайная изменчивость)} = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_e^2 + \sigma_A^2 + \sigma_B^2} = \frac{209,8}{209,8 + 22,49 + 29,9} = 0,80.$$

Это значит, что разнообразие по яйценоскости кур в стаде зависит на 80% от случайных факторов, на 11,4% от суммы влияния взаимодействия мать \times отец и некоторых паратипических влияний и на 8,6% от генотипического разнообразия отцов. Последняя цифра представляет наибольший интерес в селекции и позволяет сравнивать между собой отдельные линии и породы по степени их генотипического разнообразия.

Доля генотипического разнообразия по обоим факторам \blacksquare общем фенотипическом разнообразии и представляет собой коэффициент повторяемости, то есть $r_{\omega_0} + r_{\omega_M} = 0,086 + 0,114 = 0,20$.

Зная, что с помощью коэффициента внутриклассовой корреляции, вычисленного по компоненту отца ($r_{\omega_0} = 0,086$), оценивается корреляция между полусибсами, можно тогда и для определения показателя наследуемости в узком смысле его умножить на 4 и получим $c^2h^2 = 4r_{\omega_0} = 4 \cdot 0,086 = 0,344$.

Для того чтобы можно было сопоставить полученные величины 0,344 и 0,20, необходимо их привести к одинаковому значению потому, что коэффициент повторяемости характеризует генотипическое разнообразие яйценоскости, определенное по одной дочери, а с помощью коэффициента наследуемости оценивается по среднему числу дочерей от каждой матери (n_0), равному в нашем комплексе 4,03, тогда

$$h^2 = \frac{c^2h^2n_0[1 + (n_0 - 1)r_{\omega}]}{n_0},$$

откуда

$$h^2 = \frac{0,344[1 + (4,03 - 1) \cdot 0,20]}{4,03} = 0,137.$$

Следовательно, коэффициент наследуемости, определенный по одной дочери, равен 0,137, а коэффициент повторяемости — 0,20. Последний является верхней границей наследуемости и всегда $r_{\omega} > h^2$. Если окажется, что $h^2 > r_{\omega}$, то значит h^2 определен неверно, так как во всех

случаях на каждую пару дочь — мать оказывают влияние внешние условия, которые, как правило, не совпадают, поэтому величина h^2 будет меньше величины r_w .

Между коэффициентом наследуемости и коэффициентом повторяемости существует определенная зависимость. Чем меньше значение коэффициента повторяемости, тем меньше величина коэффициента наследуемости, так как величина h^2 в значительной степени зависит от того, насколько варьирует признак под влиянием условий кормления и содержания, отражающих паратипическую изменчивость. Поскольку с помощью коэффициента повторяемости оценивается генотипическое разнообразие в стаде и он является верхней границей наследуемости, то этот параметр может быть использован для ранней оценки животных, так как чем больше коэффициент повторяемости, тем более устойчивы показатели изучаемого признака. На основании этого можно предсказать максимальный эффект селекции, полагая, что при большем постоянстве признака, при данных условиях кормления и содержания, он будет проявляться с такой же интенсивностью, как и в начальный период.

Влияние коэффициента наследуемости на интенсивность отбора

Коэффициент наследуемости широко используется при прогнозировании эффективности селекции, величина которой зависит от интенсивности селекции и относительного значения генетических причин в изменчивости признака. В качестве меры интенсивности селекции применяют обычно разницу между средней величиной признака у отобранной для селекции группы животных и средней величиной его в линии, стаде или породе. Эту разницу называют селекционным дифференциалом (SD), который равен

$$SD = \bar{x}_{\text{отобр}} - \bar{x}_{\text{попул.}}$$

В этом виде селекционный дифференциал выражают именованной величиной, которая имеет те же измерения, что и данный признак. Предположим, что средняя яйценоскость кур в стаде составляет 230 яиц, а средняя продуктивность кур, отобранных в племенное ядро, — 240 яиц, тогда $SD = 240 - 230 = 10$. Каков будет ответ на селекцию, можно определить, используя селекционный эффект

(SE). Он представляет собой разницу между средней фенотипической потомства и средней родительского поколения, в котором проводили отбор, и служит мерой изменения аддитивной генетической ценности в популяции

$$SE = h^2 SD.$$

Если в нашем примере $h^2 = 0,34$, то $SE = 0,34 \cdot 10 = 3,4$ яйца. Следовательно, ответ на отбор равен 3,4 яйца, то есть продуктивность дочерей отобранных кур может быть на уровне;

$$\bar{x}_{\text{потом}} = \bar{x}_{\text{попул}} + SE = 230 + 3,4 = 233,4 \text{ яйца.}$$

Селекционный эффект за год (SE_j) зависит от интервала между поколениями. Его определяют как среднее расстояние между рождением родителей и потомков. Поскольку у кур смена поколений составляет $1\frac{1}{2}$ года, то можно определить эффект селекции по яйценоскости в течение одного года, разделив селекционный эффект на число лет между поколениями:

$$SE_j = \frac{h^2 SD}{GI},$$

где GI — интервал между поколениями в годах, тогда

$$SE_j = \frac{h^2 SD}{GI} = \frac{0,34 \cdot 10}{1,5} = 2,27 \text{ яйца.}$$

Таким образом, принятый уровень отбора дает селекционный эффект за один год, равный 2,3 яйца при h^2 , равном 0,34, а на поколение — 3,4 яйца.

Из практических соображений селекционный дифференциал часто выражают не в абсолютных числах, а в стандартных единицах. Тогда можно сравнивать непосредственно селекционные дифференциалы разных селекционных групп птиц и различных признаков, например живую массу, массу яиц и яйценоскость. Такой стандартизированный селекционный дифференциал называется интенсивностью селекции и обозначают его буквой i . Формула принимает такой вид:

$$\frac{SE}{\sigma_{\phi}} = \frac{SD h^2}{\sigma_{\phi}} \text{ и } SE = \sigma_{\phi} i h^2, \text{ тогда } i = \frac{SD}{\sigma_{\phi}},$$

где i — интенсивность селекции; σ_{ϕ} — фенотипическое стандартное отклонение признака.

Следовательно, зная величину коэффициента наследуемости h^2 и величину селекционного дифференциала (SD) или показатель интенсивного отбора (i), можно вычислить селекционный эффект по формулам:

$$SE = \sigma_{\phi} i h^2 \text{ или } SE = h^2 SD.$$

Использование первой формулы не требует расчета селекционного дифференциала, а i может быть вычислена по специальной таблице (приложение 3). Рассмотрим применение этой таблицы, в которой графы обозначают: p — доля отбираемых для селекции особей, t — величина отсекающей ординаты до средней арифметической данной популяции, выраженной в долях сигмы, i — интенсивность отбора, соответствующая определенной величине p и t . Для примера, где средняя яйценоскость кур в линии равна 230 яйцам, при нижней границе отбора 240 яиц $h^2 = 0,34$ и $\sigma_{\phi} = 8$, тогда:

$$t = \frac{\bar{x}_{\text{отоб}} - \bar{x}_{\text{попул}}}{\sigma_{\phi}} = \frac{240 - 230}{8} = + 1,25.$$

В приложении 3 при $t=1,23$ значение i будет 1,7018.

Отсюда $SE = h^2 i \sigma_{\phi} = 0,34 \cdot 1,7018 \cdot 8 = 4,63$ яйца. Доля отбираемых кур (p) от числа их в линии равна при этом 0,11, или 11%.

Приведенные расчеты показывают на возможность использования коэффициента наследуемости для прогнозирования эффективности селекции. При этом установлено, что селекционный эффект (SE) прямо пропорционален коэффициенту наследуемости и селекционному дифференциалу и обратно пропорционален интервалу между поколениями, что важно учитывать при планировании повышения уровня продуктивности птицы методами селекции.

ИНБРИДИНГ ■ ГЕТЕРОЗИС

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНБРЕДНОЙ ДЕПРЕССИИ

Обобщение многочисленных опытов, проведенных в разное время и на разных животных, позволяет заключить, что при систематическом родственном разведении инбридинг снижает популяционную среднюю определенных признаков с неодинаковой интенсивностью. Сильнее всего инбридинг действует на те признаки, которые связаны с воспроизводительной способностью. Так, жизнеспособность и плодовитость снижаются из поколения в поколение, что нередко приводит к летальному исходу всех особей. Иногда часть особей выживает, жизнеспособность и плодовитость стабилизируются на некотором уровне, значительно пониженном в сравнении с уровнем исходной популяции. На другие признаки, которые мало или совсем не связаны со способностью к воспроизводству, инбридинг оказывает слабое влияние. У кур инбредная депрессия сильнее сказывается на выводимости цыплят, их сохранении и яйценоскости несушек, но мало влияет на массу яиц и другие пищевые качества.

Отрицательные явления — следствие инбридинга, называют инбредной депрессией. Инбредная депрессия иногда бывает неодинаковой в разных группах родственного спаривания одной породы, но если речь идет об инбредной депрессии вообще, то это относится ко всей популяции без учета различий в отдельных линиях.

При скрещивании разных инбредных линий инбредная депрессия обычно исчезает, а вместо нее возникает противоположное инбредной депрессии явление гетерозиса. Интересно, что гетерозис в наибольшей степени и чаще всего проявляется именно по признакам, наиболее чувствительным к инбредной депрессии. Такие признаки, как правило, характеризуются низкими коэффициентами наследуемости и зависят в основном от влияния неадди-

тивных генов. В противоположность этому признаки, по которым не проявляется инбредная депрессия и гетерозис, чаще всего имеют высокие коэффициенты наследуемости и обусловлены влиянием аддитивных генов (табл. 16).

ТАБЛИЦА 16

Зависимость инбредной депрессии и гетерозиса от природы признака

Признак	Наследование		Степень наследуемости	Проявление	
	аддитивное	неаддитивное		инбредной депрессии	гетерозиса
Яйценоскость	Незначительное	Среднее	Низкая	Сильное	Сильное
Воспроизводительная способность	Небольшое	Большое	»	То же	То же
Сохранение	То же	»	Средняя	» »	» »
Живая масса	Большое	Небольшое	Высокая	Слабое	Низкое
Масса яиц и показатели качества яиц	»	То же	Средняя	»	Слабое

Существует мнение, что, помимо генетически обусловленной инбредной депрессии, существует плазматическая депрессия.

Плазматические различия между гаметами должны, следовательно, стимулировать жизненные процессы, а их сходство тормозить. В этой связи может возникнуть вопрос, не зависят ли такие плазматические различия гамет также и от генотипа материнских клеток.

Основная причина инбредной депрессии — гомозиготизация по многим наследственным факторам (не обязательно летальным), а явление гетерозиса находит свое лучшее объяснение в естественной или искусственно создаваемой гетерозиготности, которая обогащает метаболические функции у гибридных организмов.

Если учитывать, что количественные признаки в своем развитии чаще всего зависят от большого числа пар генов, то при инбридинге в сочетании с отбором эти гены, переходя в гомозиготное состояние, должны повышать продуктивность. Однако на практике происходит совершенно противоположное. Основные признаки про-

дуктивности при инбридинге проявляют депрессию и гетерозис при удачном сочетании скрещиваемых линий. Если подходить к вопросу с точки зрения гипотезы, что повышение продуктивности объясняется накоплением доминантных генов, то инбредная депрессия может быть истолкована как результат сцепления полезных генов с полуметаллами. При скрещивании двух линий происходит, во-первых, переход полуметаллов в гетерозиготное состояние, а во-вторых, суммирование разных доминантных генов.

Допускается возможность, что биохимическая подвижность в определенной степени выражается в альтернативных путях биосинтеза, функционирующего при различных оптимумах внешней среды. Возможно, что наличие таких альтернативных путей связано со степенью общей гетерозиготности организма.

Иногда бывают случаи, когда некоторые гибридные группы разного происхождения, но с одинаковым значением коэффициента инбридинга отличаются достоверно по степени изменчивости.

Хотя гетерозиготность сама по себе не единственный фактор, обуславливающий явление инбредной депрессии и гетерозиса, дальнейшее накопление опытных материалов и практика позволили установить, что при скрещивании инбредных линий степень гетерозиса оказывается максимальной лишь при определенном числе генов в гетерозиготном состоянии. Следовательно, при использовании инбридинга основная задача селекционера должна быть не в гомозиготизации животных в пределах линии, а в максимально возможном повышении генетического сходства потомков с выдающимся родоначальником линии при сохранении необходимой для жизнеспособности линий гетерогенности.

ВЛИЯНИЕ ИНБРИДИНГА И СКРЕЩИВАНИЯ НА ГЕНОТИП ПОТОМСТВА

Рассматривая влияние систематического инбридинга на генетическую структуру популяции, следует подчеркнуть, что при инбридинге не происходит изменения генных концентраций в целом популяции. Если же изменяется генетическая структура популяционной средней, то это изменение относится к изменениям частот генотипов, так как частоты гомозигот увеличиваются, а частоты

гетерозигот падают. Поэтому изменения популяционной средней, вызванные инбридингом, следует связывать с разностью генотипических значений гомозигот и гетерозигот.

При всех типах инбридинга возрастание гомозиготности ведет к уменьшению частоты гетерозигот и, соответственно, повышению числа гомозигот. Если имеется эффект сверхдоминирования, то понижение гетерозиготности, как правило, ведет к падению жизнеспособности. Наиболее интенсивно этот процесс протекает у животных при инбридинге на отца по тем генам, по которым он гомозиготен.

В том случае, если отец гетерозиготен по определенной паре или по группе пар генов, по ним не происходит падения гетерозиготности.

В период увеличения гомозиготности происходит также и генетическое расщепление, в результате которого разные инбредные группы получают различные наборы генов.

Генетические различия между инбредными группами обуславливаются при этом генотипическими различиями исходного материала, которые по мере возрастания числа поколений увеличиваются, что в конце концов приводит к созданию инбредных линий, отличающихся друг от друга как по мощности, так и по другим признакам.

Гомозиготность вызывает перекомбинацию генов, что ведет к изменению взаимодействия между генами различных локусов (эпистатические эффекты). Опыты по инбридингу как раз и показывают, что резкое снижение плодовитости и жизнеспособности обусловлено главным образом сужением благоприятного взаимодействия внутри локусов и между ними. Если эффект гетерозиготности внутри локуса — один из важнейших биологических факторов, то это означает, что нельзя существенно снизить гетерозиготность в популяции домашних животных без одновременного понижения их жизнеспособности. Это можно объяснить тем, что большинство генотипов гармонически приспособлено к внешней среде. Возрастание гомозиготности нарушает это равновесие. При скрещивании вновь восстанавливаются гетерозиготность и взаимодействие генов, которые были утеряны при инбридинге.

ВОЗРАСТАНИЕ ГОМОЗИГОТНОСТИ ПРИ ИНБРИДИНГЕ

В качестве критерия интенсивности инбридинга и повышения гомозиготности по отдельным парам аллелей у потомков от родственного спаривания Райт (1921) принял вероятность увеличения числа генов, переходящих в гомозиготное состояние у потомков в зависимости от степени родства родителей. Поэтому введенный Райтом коэффициент инбридинга имеет именно этот генетический смысл. Степень инбридинга рассматриваемой особи означает вероятность того, что эта особь имеет на некоторый заданный процент меньше генов в гетерозиготном состоянии, чем соответствующее число животных в том поколении, до которого прослеживается родословная данной особи.

Известно, что каждая особь в популяции имеет по половине задатков от обоих родителей. Если же для разведения взята небольшая группа особей, то вероятность того, что оба родителя состоят в родстве между собой и поэтому несут гены, которые имеют общее происхождение, возрастает. Предположим, что ген А, встречающийся у обеих родственных особей, происходит в результате повторяющегося копирования одного гена от общего предка, то от спаривания таких родственников могут появиться гомозиготы АА, у которых оба гена — копии гена А. Такого рода инбридинг ведет к возрастанию гомозиготности. Следовательно, можно сказать, что гомозиготность — это вероятность того, что два гена определенного локуса идентичны на основе их общего происхождения (родства). Действие инбридинга в менделевском понимании лучше всего можно продемонстрировать на примере инбридинга типа брат × сестра. Будем исходить из системы генов (локуса) с двумя аллелями А и а. При трех возможных генотипах — АА, Аа и аа — частота зигот во всей популяции будет изменяться следующим образом:

Генотип	Частота в исходной популяции	Частота после одного поколения инбридинга
АА	p^2	$p^2 + pqF$
Аа	$2pq$	$2pq - 2pqF$
аа	q^2	$q^2 + pqF$

При коэффициенте инбридинга, равном 0,25, вероятность распределения генотипов в группе при отсутствии

мутации, миграции и отбора составит: $p^2 + 0,25 pq$, $1,5 pq$ и $q^2 + 0,25 pq$ для генотипов AA, Aa и aa соответственно. Аналогичные результаты получают и для локуса с серией множественных аллелей.

Необходимо подчеркнуть, что на возрастание гомозиготности значительное влияние оказывают продолжительность и степень родственного спаривания (табл. 17).

ТАБЛИЦА 17

Возрастание гомозиготности при разных системах инбридинга

Поколение	Система родственного спаривания		
	полные сибсы	полусибсы	возвратное спаривание на отца или мать, которые сами не инбридированы
0	0	0	0
1	0,250	0,125	0,250
2	0,375	0,219	0,375
3	0,500	0,304	0,438
4	0,594	0,380	0,469
5	0,672	0,449	0,484
10	0,886	0,692	0,499
15	0,961	0,829	—

Продолжительное спаривание полных сибсов и полусибсов для гомозиготизации особей эффективно до 10 поколения, затем оно снижается. Повторное спаривание на отца ведет вначале к возрастанию инбридинга с той же скоростью, что и скрещивание сибсов, но после двух поколений возвратного скрещивания скорость возрастания гомозиготности сильно падает. Следовательно, эта система родственного спаривания не может привести к повышению гомозиготности выше 0,5, если отец или мать сами не инбридированы. Когда же используются взаимные повторные возвратные спаривания на отца или мать, то есть женские потомки спариваются с отцовской формой, а полученные мужские потомки с материнской и в следующем поколении женское потомство от предыдущего спаривания с отцовской формой и т. д., то можно достигнуть такого же увеличения степени гомозиготности, как и при спаривании полных сибсов и полусибсов.

Увеличение гомозиготности, которое теоретически можно ожидать при перечисленных системах инбридинга, на практике оказывается часто невыполнимым

вследствие наступления инбредной депрессии. Для объективной оценки значения инбридинга и его влияния на качество потомства разработаны специальные методы определения показателя степени инбридинга через коэффициент инбридинга.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА ИНБРИДИНГА

Инбридинг включают в программу селекции главным образом в качестве приема генетической дифференциации исходного материала и усиления и закрепления у него желательных признаков.

Степень возрастания гомозиготности (коэффициент инбридинга) при родственном спаривании рассчитывают по формуле, предложенной С. Райтом и видоизмененной Д. А. Кисловским:

$$F_x = \sum [0,5^{n_1+n_2-1} \cdot (1 + F_A)],$$

где F_x — коэффициент инбридинга родителя по всем его предкам, на которых велся инбридинг; F_A — коэффициент инбридинга общего предка, если он получен в результате родственного спаривания; n_1 — число рядов предков от общего предка по материнской линии; n_2 — число рядов предков от общего предка по отцовской линии.

По этой формуле коэффициент инбридинга изменяется от 0 до 1.

Для перевода его в проценты полученную величину умножают на 100.

Для того чтобы определить коэффициент инбридинга по приведенной формуле, необходимо составить родословную, затем выяснить, в каких рядах родословной встречаются общие предки как с материнской, так и с отцовской стороны. Те общие предки, которые встречаются только в одной стороне родословной (в материнской или отцовской), во внимание не принимаются, так как в этом случае свойства общего предка не могут встретиться в потомстве в гомозиготном состоянии.

Счет рядов родословной до общего предка начинают вести с родительского поколения.

Пример. Рассчитать коэффициент инбридинга у петуха № 5425 по приведенной родословной.

Родословная петуха № 5425

♀ 3110								♂ 7616							
4503				5855				5353				5855			
2420	9088	1226	9088	2420	9088	1226	9088	2420	9088	1226	9088	2420	9088	1226	9088
1194	258	2073	235	1084	908	2073	235	1194	258	2073	235	1084	908	2073	235

Для удобства расчета воспользуемся вспомогательной таблицей 18.

ТАБЛИЦА 18
Вычисление коэффициента инбридинга у петуха № 5425

Инбридинг на	n_1	n_2	$0,5^{n_1+n_2-1}$	F_A	$1+F_A$	Σ
♂ 5855	2	2	$0,5^{2+2-1} = 0,125$	0,25	1,25	0,156
♀ 2420	3	3	$0,5^{3+3-1} = 0,0312$	—	—	0,0312
♂ 9088	3	3	$0,5^{3+3-1} = 0,0312$	—	—	0,0312
♂ 9088	3	3	$0,5^{3+3-1} = 0,0312$	—	—	0,0312
♂ 9088	3	3	$0,5^{3+3-1} = 0,0312$	—	—	0,0312

Инбридинг у петуха № 5425

$$\Sigma = 0,2808$$

Проведенные в данном примере расчеты показывают, что с увеличением числа рядов предков от пробанда до общего предка скорость возрастания гомозиготности значительно падает. Поэтому в практике селекции нецелесообразно при расчете коэффициента инбридинга включать в родословную более 5 рядов предков. Коэффициент инбридинга особи указывает, насколько в среднем при данной системе спаривания возрастает гомозиготность или уменьшается гетерозиготность потомства по сравнению с исходным состоянием популяции.

Интенсивность возрастания гомозиготности при одном и том же коэффициенте инбридинга определяется генетической структурой исходного материала. Так, в нашем примере коэффициент инбридинга у петуха № 5425 составил 28,1%. Это значит, что при данной форме подбора гомозиготность увеличилась в среднем на 28,1% по сравнению с той величиной, которая была в среднем в этой группе при неродственном спаривании. Следует иметь в виду, что эта характеристика приближенная, так как коэффициент инбридинга определяют по

родословной, которая характеризует не полную вероятность гомозиготности, а только вероятное нарастание этой гомозиготности с того момента, когда начата родословная. Кроме этого, нарастание гомозиготности в популяции под действием инбридинга будет отражать истинную картину только в случае отсутствия отбора, который может быть направлен как против отдельных генов, что приведет к снижению частоты отдельных генотипов или их полной выбраковки, так и против гомозиготности вообще, что может послужить причиной сохранения гетерозиготности в группах с высоким коэффициентом инбридинга.

В практике птицеводства иногда применяют спаривание по фенотипическому сходству (гомогенный подбор). Эта система подбора пар к спариванию влияет на степень возрастания гомозиготности значительно слабее, чем инбридинг. При высокой наследуемости признаков этот метод может быть достаточно эффективным для дифференцировки племенного материала или для поддержания существующих качеств линии. Таким путем в группе птиц можно консолидировать или сохранять определенные генетические задатки, что имеет большое значение для практики разведения.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА ГЕНЕТИЧЕСКОГО СХОДСТВА

Один из эффективных приемов племенной работы, позволяющий преобразовать ценные индивидуальные качества производителей в групповые, — разведение по линиям. При этом используется одна из форм родственного спаривания для достижения максимального сходства потомков с желательным, оцененным по качеству потомства, предком.

Расчет генетического сходства потомков с выдающимся предком, на которого ведется селекция, производится по следующей формуле:

$$K_{xy} = \frac{1}{2} \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^n (1 + F_A) \right],$$

где K_{xy} — коэффициент генетического сходства родителя с предком; n — количество стрелок, соединяющих особей x и y с общим предком. Стрелки, соединяющие отца и

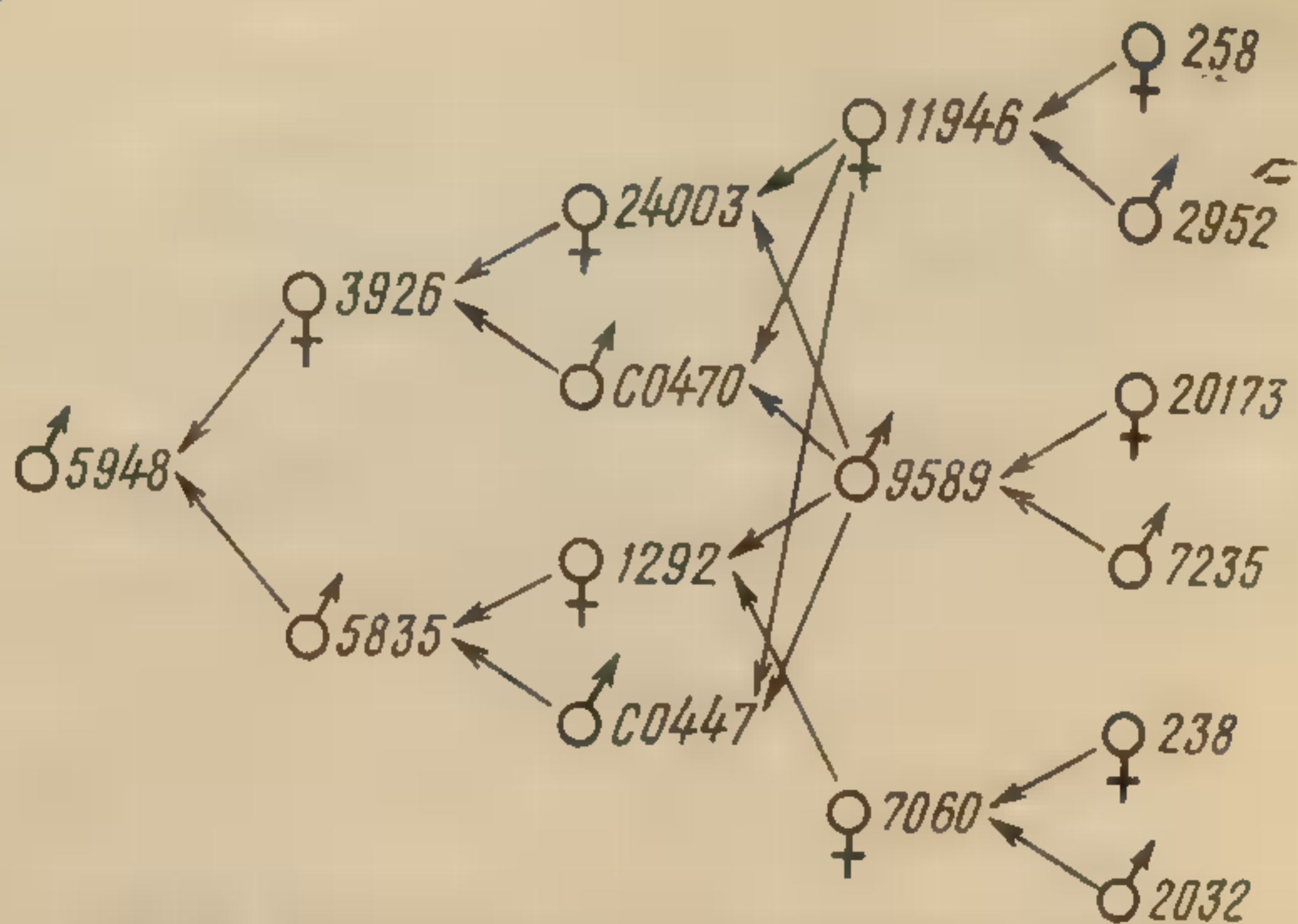


Рис. 8. Родословная петуха № 5948 линии Б.

мать, при подсчете не учитывают; F_A — количество стрелок для общего предка, если при его выведении применялось родственное спаривание.

Пример. Рассчитать коэффициент генетического сходства петуха № 5948 (рис. 8).

Расчет

3926	0	2403	1	11946	2	0470	0	3926	= 0,25;
3926	0	2403	1	9589	2	0470	0	3926	= 0,25;
5948	0	3926	1	2403	2	11946	3	0470	4
5835	0	5948	= 0,0625;						
5948	0	3926	1	2403	2	9589	3	1292	4
5948	= 0,0625;								
5835	0	0470	1	9589	2	1292	0	5835	= 0,25;

$$K_{xy} = \frac{1}{2} \sum \left(\frac{1}{2} \right)^n = \frac{1}{2} (0,25 + 0,25 + 0,0625 + 0,0625 + 0,25) =$$

$$= \frac{1}{2} \cdot 0,875 = 0,4375, \text{ или } 43,7 \%$$

Результаты расчета показывают, что при данной системе подбора петух № 5948 имеет 43,7% наследственных задатков петуха № 9589, на которого ведется селекция, то есть больше, чем у особей начальной неинбредной популяции при коэффициенте инбридинга 18,7%. Следовательно, достигнуто значительное генетическое сходство потомков с выдающимся племенным отношением родоначальником при незначительном повышении гомозиготности.

♀ 258
♂ 2552
♀ 20173
♂ 7235
♀ 238
♂ 2032
ни Б.
личество стре-
ении применя-
сходства петуха

Низкие коэффициенты инбридинга при высоких степенях генетического сходства позволяют длительное время сохранять в популяции влияние уже давно выбывших ценных производителей и обеспечивать значительное генетическое сходство с ними потомков, а также предохранять от расщеплений и перекомбинации генов. Проведенные работы по генетическому анализу линий подтвердили эффективность и целесообразность получения линий с коэффициентом инбридинга в пределах 40% и генетического сходства на 70—80% для использования в скрещиваниях при получении гибридов с эффектом гетерозиса.

При учете хозяйственно-полезных признаков родственных с помощью коэффициента генетического сходства можно точнее оценить племенных животных. Тесный инбридинг приводит к быстрому возрастанию гомозиготности и применяется, как правило, для закрепления выдающихся качеств отдельных семей в создаваемой линии на первых этапах работы по выведению линий.

Однако истинная степень возрастания генетического сходства, как и коэффициента инбридинга, сильно варьирует.

Поэтому для оценки племенных качеств животных при любых формах разведения по линиям производителей необходимо испытывать по качеству потомства.

ГИБРИДНАЯ МОЩНОСТЬ

0 3926 = 0,25;
0 3926 = 0,25;
3 0470 4
1292 + 5835 0
5835 = 0,25;
625 + 0,25) =

Термин «гетерозис» предложил американский генетик Дж. Шелл в 1914 г., хотя явление гибридной мощности было известно и описано задолго до этого. В ботанике явление гибридной силы впервые было описано в знаменитой работе И. Кельрейтера в 1766 г., в которой он сделал вывод, что мощность гибридов связана со степенью генетического различия их родителей и что гибридная сила имеет значение в эволюции. Несколько позже широкую известность получил классический труд Ч. Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», в котором на основе обобщения результатов собственных опытов и исследований других авторов был сформулирован закон природы о пользе скрещиваний и вреде длительных близкородственных спариваний.

Повышенную жизнеспособность и продуктивность гибридов Ч. Дарвин связывал с участием в половом процессе дифференцированных (физиологически и генетически) мужских и женских половых клеток. Это получило широкое подтверждение в последующих работах. Было установлено, что скрещивание специализированных линий внутри одной породы приводит к проявлению эффекта гетерозиса не столько в результате обогащения наследственности, сколько в результате повышения жизнеспособности от слияния неродственных половых клеток, расширения приспособительных возможностей и устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям внешней среды. Все это ведет к улучшению отдельных хозяйственно-полезных признаков (скорости роста, плодовитости, яйценоскости и др.).

Обобщение закономерностей, наблюдаемых в животноводстве, указывает на огромное разнообразие форм проявления гетерозиса. При скрещивании кур яичного и мясо-яичного направлений продуктивности гибриды часто занимают промежуточное положение по живой массе, но заметно превосходят родителей по плодовитости и жизнеспособности. Иногда встречается и такая форма гетерозиса, когда каждый признак ведет себя по промежуточному типу наследования, а в отношении конечной продукции — производной таких признаков — наблюдается проявление эффекта гетерозиса. В этой связи для практики птицеводства имеет большое значение определяемый математическими методами так называемый суммирующий гетерозис. Относительное значение суммирующего гетерозиса будет в конечном итоге определять экономическую эффективность использования в птицеводстве того или иного кросса.

В животноводстве гибридную мощьность или гетерозис определяют чаще всего как выдающееся качество особей, получаемых от скрещивания пород и линий, выражающееся в превосходстве потомства над обеими родительскими формами по скорости роста, уровню продуктивности, сохранению и другим признакам. Если гибридное поколение превосходит по одному или большему числу признаков среднее по родительским формам, то эффект гетерозиса можно определить по следующей формуле:

$$\bar{x}_{F_1} = \frac{x_M + x_O}{2},$$

где \bar{x}_{F_1} — среднее значение продуктивного признака у гибридов; x_m и x_o — значение этого признака у матери и отца.

Пример. Яйценоскость кур материнской (исходной) формы равна 230 яйцам, отцовской — 240 яйцам ■ гибридного потомства F_1 от их скрещивания — 260 яйцам. Эффект гетерозиса гибридного потомства будет: $260 - \frac{230 + 240}{2} = 260 - 235 = 25$ яиц.

Это превосходство, выраженное в процентах, и будет мерой гетерозиса. Для нашего примера она составила 10,6%.

Экономический смысл данного скрещивания представляет интерес лишь в том случае, если гибридное потомство превысит по своей общей хозяйственной ценности лучшую родительскую форму. В данном случае гибриды превзошли лучшую по яичной продуктивности отцовскую форму на 8,3%, но бывают случаи, когда этого не происходит. Тогда вступает в силу положение об общей хозяйственно-полезной ценности гибридов в сравнении с исходными родительскими формами. Если такого превосходства нет, то можно говорить об отсутствии гетерозиса.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ ЭФФЕКТА ГЕТЕРОЗИСА

Наблюдаемое многообразие форм проявления эффекта гетерозиса у животных и которое, очевидно, связано с какими-то факторами, играющими роль первостепенной важности в жизни организмов, привело к созданию различных гипотез.

Первые исследования в этой области с генетических позиций были начаты после вторичного открытия законов Менделя, в особенности после первых успехов хромосомной теории. Были предприняты попытки объяснить явление гетерозиса в свете новых представлений о материальных основах наследственности. В первые два десятилетия XX века наибольшее число исследований было проведено на кукурузе, особенно американскими кукурузоводами Дж. Шеллом и Е. Истом, которые установили, что «физиологическая сила» организма (жизнеспособность, скорость роста и др.) положительно коррелирует со степенью гетерозиготности по отдельным локусам, то есть они считали причиной гетерозиса взаимодействие между

аллелями одного локуса. В итоге ими была сформулирована теория, что гетерозиготность оказывает стимулирующее воздействие на мощност, а гомозиготность, наоборот, угнетающее. Мнение о том, что гетерозиготность сама по себе стимулирует мощност, нашло свое выражение и в термине гетерозис. Поскольку эта теория стимуляции представляла собой всего лишь констатацию наблюдений о том, что гетерозиготные организмы более жизнеспособны, а гомозиготные более слабы, то она вскоре была заменена другими теориями, в которых была сделана попытка дать более глубокое объяснение явлению гетерозиса.

Теория доминантности

Теория доминантности — одна из наиболее распространенных из всех существующих гипотез объяснения генетической природы гетерозиса. Основное положение этой теории сводится к тому, что гены, действующие благоприятно на рост и продуктивность организмов, под влиянием отбора становятся доминантными и полудоминантными, а действующие неблагоприятно — рецессивными. В исходных популяциях рецессивные гены, как правило, находятся в гетерозиготном состоянии вместе с доминантными генами и не оказывают влияния до тех пор, пока инбридинг не переводит их в гомозиготное состояние. Поэтому, согласно этой теории, вырождение при инбридинге обусловлено именно выщеплением гомозигот по вредным рецессивным генам, которое все более и более возрастает по мере увеличения коэффициента инбридинга. Подобное мнение подтверждается тем, что популяции животных при инбридинге дифференцируются на линии, отличающиеся друг от друга по всевозможным признакам, что может быть возможно лишь при различиях по множеству пар генов.

Эффект скрещивания, наблюдающийся у гибридов, теория доминантности объясняет тем, что различные инбредные линии содержат совершенно разные группы благоприятно действующих доминантных генов, которых в гибридном организме оказывается больше, чем у каждого из родителей. Поскольку проявление доминантных генов в гетерозиготном состоянии не отличается от гомозиготного и при этом подавляется влияние неблагоприятных рецессивных аллелей, то гибриды первого поколения

оказываются более продуктивными. В буквенном выражении эта гипотеза может быть представлена следующим образом: при скрещивании линии генотипа $aaBBccDD$ с линией генотипа $AAbbCCdd$ гибрид первого поколения будет иметь генотип $AaBbCcDd$. Поскольку такой гибрид имеет все четыре доминантных гена $ABCD$, то у него основные жизненно важные признаки проявляются сильнее, чем у животных каждой исходной линии с двумя доминантными генами.

Следовательно, гибридная мощь в этом случае обеспечивается комплементарными, то есть дополняющими друг друга, реакциями доминантных генов, приобретенных от других генотипов.

Однако у теории доминантности имеется слабое место. Допускается, что при разведении F_1 в себе возможно выщепление в последующих поколениях форм, гомозиготных по всем доминантным факторам — $AABBCCDD$, которые должны обладать такой же степенью гетерозиса, как и F_1 . Но в отличие от F_1 гетерозис у них должен быть генетически фиксированным и не затухать в последующих поколениях. Попытки экспериментальным путем получить гибридов с закрепленным гетерозисом не увенчались успехом.

Объясняют это двумя различными обстоятельствами. Во-первых, сравнительно большим числом генов, обуславливающих проявление количественных признаков, что значительно снижает математическую вероятность возникновения особи, гомозиготной по всем этим генам; во-вторых, наличием сцепления генов. Исходя из этих положений, Д. Джонсоном и некоторыми другими авторами, выдвинувшими представление о гетерозисе как об эффекте комбинации благоприятно действующих доминантных аллелей разных локусов, была существенно видоизменена теория доминантности. Основным смыслом этого изменения состоит в том, что группа благоприятных доминантных генов находится в одной хромосоме и наследуется сцепленно, а не в порядке свободных перекombинаций. В исходных родительских линиях в одной и той же хромосоме в сцепленном состоянии находятся разные доминантные гены. Поэтому в гибридном потомстве F_1 доминантные гены окажутся в разных аллеломорфных хромосомах, а при скрещивании гибридов F_1 между собой в последующих поколениях в силу расщепления парных хромосом набор доминантных благоприят-

ных генов будет в среднем меньше, чем у потомства F_1 . Если во всех этих рассуждениях не принимать во внимание явление кроссинговера (перекреста хромосом), то в этом, считают, заключается причина снижения степени гетерозиса в последующих поколениях.

Таким образом, гипотеза доминирования связывает явление гетерозиса с тремя эффектами доминантных генов. Это, во-первых, подавляющее действие в отношении вредных рецессивных аллелей; во-вторых, аддитивные, то есть суммирующиеся, эффекты, вызываемые тем, что локусы с доминантными аллелями у родительских линий не совпадают и гибрид получает большее число локусов, благоприятно влияющих на развитие соответствующих признаков; в-третьих, эпистаз, то есть взаимодействие доминантных генов, расположенных в разных локусах, и благоприятное влияние которых на развитие признаков по своей величине превышает сумму их эффектов.

Несмотря на то, что теория доминантности, предложенная К. Давенпортом и развитая Д. Джонсоном, Г. Колинзом и другими, получила в генетике широкую популярность и многие придерживаются ее до настоящего времени, она не может быть признана единственной для объяснения генетической причины явления гетерозиса. Если бы величина гетерозиса у гибридов полностью определялась аддитивными эффектами, то продуктивность межлинейных гибридов не смогла бы превысить сумму продуктивностей двух родительских форм, так как количество доминантных аллелей у гибридного потомства не может быть больше суммы аллелей, имеющих у родительских линий. Однако наблюдения показывают, что простые межлинейные гибриды могут превосходить суммарную продуктивность инбредных родительских линий.

Теория доминантности не дает также объяснения установленным в опытах по скрещиванию линий с высоким коэффициентом инбридинга фактам отсутствия достоверной корреляции между продуктивными качествами родительских линий и их гибридов.

Теория облигатной гетерозиготности

С гипотезой доминирования соперничает концепция гетерозиготности, согласно которой в основе гетерозиса лежит гетерозиготность по многим наследственным фак-

торам. При этом мыслится, что неодинаковые аллели одного и того же локуса, присущие именно гетерозиготному гибридному организму и ответственные за разные процессы биохимического синтеза, лучше, чем гомозиготные аллели, обеспечивают необходимое для процветания организма разнообразие физиологических функций. Эту точку зрения отстаивали крупный советский ученый Д. А. Кисловский и американский генетик Лернер.

Дальнейшим развитием теории гетерозиготности явилась гипотеза сверхдоминирования.

Теория сверхдоминирования, или моногибридного гетерозиса

Сущность гипотезы сверхдоминирования состоит в том, что при определенных условиях среды гетерозиготное состояние двух аллелей локуса Aa обуславливает лучшее развитие организма, чем каждое гомозиготное состояние — AA и aa . Объясняется это по-разному. Одни исследователи считают, что случаи сверхдоминирования подтверждают старую теорию стимуляции; другие же полагают, что рецессивный аллель a оказывает стимулирующее влияние на доминантный аллель A . Иногда высказывается мысль, что доминантный аллель A более благоприятен в одной, чем в двух дозах. Подобные случаи нередко наблюдаются в панмиктических популяциях, в которых гетерозиготы по определенным парам аллелей встречаются чаще, чем каждая из двух гомозиготных комбинаций. Вероятно, общая генотипическая среда под влиянием естественного отбора благоприятствует гетерозиготам, ■ силу чего комбинация Aa становится более мощной, чем гомозиготы AA и aa .

Академик И. В. Турбин, развивая гипотезу сверхдоминирования, отмечает, что она является как бы возвратом к теории Ч. Дарвина. По Дарвину, инбредная депрессия и гетерозис объясняются тем, что различия между половыми элементами, составляющими зиготу, полезны, а их однородность вредна. И теория моногибридного гетерозиса основывается на том же. Только главное значение в ней придается не разнокачественности признаков, а разнокачественности локусов хромосом. Происходит это по-видимому, в силу того, что каждый аллель в процессе биохимического синтеза выполняет функции, несколько отличающиеся от функций своего партнера; в

гетерозиготе это различие функций обуславливает комплементарный (взаимно дополняющий) эффект. Это явление комплементарности аналогично тому, которое наблюдается, например, при сопоставлении эффективности скормливания птице единичных аминокислот и полноценного их набора, отдельных витаминов и их комплекса.

Гипотезы гетерозиготности и сверхдоминирования дают некоторое объяснение явлению гетерозиса, наблюдаемому при получении трех- и четырехлинейных гибридов, широко распространенных в птицеводстве. С точки зрения теории доминантных генов это скрещивание неизбежно приводит к выщеплению большого количества особей с гомозиготным набором рецессивных генов, поэтому средняя продуктивность их потомства должна быть намного ниже, чем у двухлинейных промежуточных гибридов. Однако в действительности этого не наблюдается, так как если четыре исходные линии, используемые в скрещивании, происходят из разных генетических групп, то можно допустить участие множественной серии аллелей одного локуса — А, а, В и в.

В этом случае четырехлинейная гибридизация по типу Аа × Вв сохранит в потомстве такую же степень гетерозиготности, как и у простых гибридов, и не приведет к выщеплению гомозигот. В результате продуктивность четырехлинейных гибридов будет не ниже, чем у двухлинейных гибридов и исходных родительских форм.

Для изучения сущности гетерозиса представляет интерес гипотеза об изменении при скрещивании соотношения между ядром и цитоплазмой, которое может происходить вследствие особенностей цитоплазматических структур у гибридных зигот или в силу специфических особенностей физиологического влияния матери на потомство. Проведенные генетические исследования влияния кур-матерей на продуктивность потомства доказывают существование в цитоплазме кур специфических наследственных факторов (плазмонов), которые влияют на развитие признаков у потомства (жизнеспособность, яйценоскость, масса яиц и др.).

Следует отметить, что факторы нехромосомной наследственности оказываются значительно чувствительнее к воздействию окружающей среды, нежели хромосомные. По-видимому, в этом кроется основная причина «ложного родства», то есть появления признаков депрессии у потомства от неродственных родителей, но длительное

время разводимых в относительно равных условиях. У потомства, полученного от самок и самцов одной и той же породы, но завезенных из разных природно-климатических зон, часто наблюдается явление «географического гетерозиса». Это явление тоже в значительной мере обусловлено цитоплазматическими различиями родителей, поскольку в последующих поколениях этот эффект затухает.

Отмечаемые частые изменения племенной ценности животных с возрастом тоже, по-видимому, обусловлены внеядерной наследственностью, так как структура ядра более постоянна, чем структура цитоплазмы. Поскольку существует комплексное взаимодействие между различными обменными процессами в организме, то представляет определенный интерес изучение физиологических и биохимических особенностей гибридной птицы. Этому имеется достаточно подтверждений. Так, у гибридов, проявивших эффект гетерозиса по ряду продуктивных признаков, обнаружены более высокие показатели окислительных свойств крови и общего и азотистого обмена веществ, чем у родительских форм.

Превосходство в обмене веществ у гибридной птицы связывается с лучшим развитием у них секреторных органов.

В частности, у гибридов по сравнению с исходными формами обычно лучше развиты сердце, селезенка, мышечная ткань, семенники, повышена функциональная деятельность щитовидной, поджелудочной, зобной и других желез внутренней секреции. В крови гибридных кур повышено содержание ДНК и РНК. В то же время у инбредных кур с резким уменьшением жизнеспособности и продуктивности содержание ДНК в расчете на один эритроцит и на единицу объема эритроцита оказалось ниже нормы. Напрашивается вывод, что у гибридной птицы с эффектом гетерозиса все метаболические процессы протекают на более высоком уровне, чем у птиц исходных линий.

В последние годы в связи с разработкой новых методов биохимической генетики на разных объектах было показано, что довольно часто при скрещивании родительских форм, наследственно различающихся по тем или иным типам белков, гибриды первого поколения имели не только белки исходных типов, но и новые, так называемые гибридные. При этом в ряде случаев были основа-

ния предположить о существовании связи между образованием гибридных белков и явлением гетерозиса.

Участие различных внутренних органов, тканей и физиологических функций в формировании явления гетерозиса позволяет говорить о том, что в определении гетерозиса наряду с различием гамет не менее важную роль играют и особенности содержащихся в них наследственных факторов, их сочетание и взаимодействие. Вот почему далеко не каждое межлинейное или межпородное скрещивание птиц оказывается эффективным в отношении продуктивных качеств и сохранения гибридного потомства.

Из рассмотренных данных о теоретических основах использования гетерозиса видно, что в нем участвуют самые разнообразные процессы, и не вызывает сомнения, что все существующие концепции не исключают друг друга. Они могут рассматриваться как существенные фрагменты общей теории гетерозиса, способствующей раскрытию его сущности для более широкого практического использования.

Эугетерозис, или истинный гетерозис. **Избыточный гетерозис**

В панмиктических популяциях естественный отбор действует в таком направлении, чтобы соединяющиеся при оплодотворении гаметы наилучшим образом дополняли одна другую и давали потомков с крепкой конституцией. Сохраняемая таким путем ■ природных популяциях крепкая конституция, обусловленная благоприятным взаимодействием между различными аллелями и комплексами генов, была названа истинным гетерозисом, или эугетерозисом. Истинный гетерозис — противоположность избыточного гетерозиса, когда у гибридного потомства от скрещивания отселекционированных сочетающихся линий происходит мощное развитие отдельных органов, выражающееся в конечном итоге в повышенной продуктивности по какому-то признаку, что может быть использовано лишь человеком, но не играет никакой роли для самого животного. В качестве примеров избыточного гетерозиса можно привести яйценоскость современных гибридных кур, продуктивность которых составляет 270 яиц и более в год (их дикие предки несли по 12—14 яиц), высокую скорость роста бройлеров-цыплят, утят,

индюшат, патологическое развитие печени у гусей, отсе-
лекционированных по этому показателю.

Хотя эугетерозис и избыточный гетерозис могут по-
казаться несколько различными явлениями, тем не менее
имеются основания считать, что они имеют одну общую
основу, а именно: комплементарное взаимодействие не
только между аллелями одного или разных локусов, но и
между гетероаллелями в локусах сложных генов. Наблю-
дения показывают, что эугетерозис, проявившийся у гиб-
ридов первого поколения в результате рекомбинаций,
в дальнейшем исчезает, но может сохраняться, если по-
пуляция достаточно многочисленна и созданы опти-
мальные условия для получения новых гетерозиготных
форм.

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ НА ГЕТЕРОЗИС

В основе методов разведения сельскохозяйственных птиц лежат современные представления о наследственности и изменчивости признаков. При этом предполагается, что эффективность того или иного метода разведения в селекционируемой группе особей определяется преимущественно действием аддитивных генов. Непрерывный отбор в одном направлении приводит обычно к снижению эффекта селекции, то есть к его прекращению. В этом случае говорят о достижении потолка селекции. Можно заключить, что гены, обуславливающие развитие селекционируемого признака, переведены в гомозиготное состояние, что привело к нарушению генного баланса, который был до начала отбора в популяции птиц. Следовательно, признаки с аддитивной генетической изменчивостью изменяются путем отбора более эффективно в течение первых поколений селекции. Затем эффективность отбора падает и при достижении определенного потолка прекращается совсем. Таким образом, уровень изменчивости, а значит, и возможность селекции в значительной степени определяется исходным генетическим материалом.

Изменчивость внутри селекционной группы не обязательно должна исчезать при достижении потолка. Она просто может исчерпать себя при данных методах разведения.

Применение более эффективных методов селекции позволяет повышать продуктивные качества птиц и дальше. Возникает вопрос лишь о разработке и использовании наиболее совершенных методов селекции на базе достижений современной генетики популяций.

У некоторых групп птиц, где проводится отбор, часто обнаруживается изменчивость, но она оказывается неад-

дитивной. Это можно наблюдать иногда при достижении потолка, например, по яйценоскости кур, когда наследуемость признака снижается до минимума. Однако неаддитивная генетическая изменчивость в популяции сохраняется.

Для таких признаков, как плодовитость, конституциональная крепость, жизнеспособность, неаддитивное наследование играет важную роль. По этим признакам при родственном спаривании наблюдается значительная инбредная депрессия.

Использование неаддитивных эффектов генов основано на отборе в сочетании со скрещиванием. При скрещивании инбредных линий чем дольше проводится инбридинг, тем большее значение приобретает неаддитивный эффект. Он-то и определяет специфическую племенную ценность (сочетаемость) особи. Улучшение специфической племенной ценности наступает в результате такого изменения частот генов под действием отбора, при котором особи становятся гетерозиготными по тем локусам, где можно ожидать сверхдоминирования в отношении рассматриваемых признаков продуктивности. Если неаддитивные генные эффекты не играют роли, то понятие о специфической племенной ценности совпадает с общей племенной ценностью, в направлении которой прежде всего ведется селекция.

Общая племенная ценность определяется аддитивным генотипическим эффектом, который чаще всего используется при разведении по линиям. Это могут быть линии, выведенные от отдельных родоначальников, инбредные или специализированные. Во всех этих линиях при селекции на гетерозис ведется отбор на специфическую комбинационную способность, которая практически измеряется испытанием потомства, полученного при внутрилинейных спариваниях и межлинейных скрещиваниях. Этот процесс требует больших затрат труда и средств. Поэтому ведутся поиски новых методов селекции на гетерозис, а пока используются такие методы, как толкросс, периодическая и периодическая реципрокная селекция.

Общее направление работ для всех методов селекции на гетерозис — получение исходных линий, отличающихся друг от друга генными концентрациями во всех локусах, которые определяют продуктивный признак и наследуются по доминантному типу.

ВЫВЕДЕНИЕ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ

В племенном птицеводстве инбридинг совместно со строгим отбором используется для консолидации определенных желательных качеств, которые всегда проявляются в последующей генерации. Поэтому инбридинг играет большую роль в процессе выведения новых высокопродуктивных пород и линий птицы. Продолжительный инбридинг позволяет генетически дифференцировать исходный материал и одновременно выделить рецессивные гены. Скрещивание генетически различных групп позволяет отыскать сочетающиеся формы и тем самым использовать эффект гетерозиса. Как видно, инбридинг сам по себе не может быть самостоятельным методом разведения и не может быть его влияния на уровень продуктивности особей, если не существует неаддитивного действия генов. Поэтому в птицеводстве широко распространен метод селекции, базирующийся на выявлении, закреплении и использовании удачных сочетаний, полученных в результате эпистатических явлений или сверхдоминирования, а значит, неаддитивного наследования. Этот путь позволяет получить иногда значительные эффекты селекции, хотя он и связан с большими затратами по отысканию удачных комбинаций.

Один из методов выявления случаев неаддитивного наследования, установления частоты и закономерностей их появления — выведение и скрещивание инбредных линий.

Инбредные линии обычно создают отбором наиболее продуктивной и жизнеспособной птицы и спариванием ее по типу брат \times сестра в течение 4—5 поколений. При этом на первом этапе работы приходится закладывать большое число инбредных линий, так как многие из них вследствие инбредной депрессии вырождаются и только 10—20% таких линий могут выжить и быть испытаны на сочетаемость. Важное место при отборе птицы инбредных линий отводится оценке производителей по качеству потомства.

Для выведения линий с коэффициентом инбридинга выше 50% обычно требуется спаривание полных сибсов в течение 4—5 поколений. Тесный инбридинг дает возможность закрепить в потомстве желательные генетически обусловленные качества. Кроме этого, интенсивный отбор и выбраковка могут привести к уменьшению

вариабельности среди инбредных птиц и потере ряда ценных свойств. Одновременно в линиях может произойти выщепление нежелательных и рецессивных летальных и полуметальных генов, если они были у исходной популяции.

Выведение инбредных линий лишь первый этап работы в общей системе родственно-гетерозисного разведения. Второй этап — проверка инбредных линий на комбинационную способность, позволяющую реализовать эффект гетерозиса. Это происходит лишь в том случае, если скрещиваемые инбредные линии генетически дифференцированы, а хозяйственно-полезные признаки находятся в благоприятном сочетании. Следовательно, повышение продуктивности и жизнеспособности гибридного потомства достигается только через повышение гетерозиготности тех генов, которые в определенной степени проявляют взаимодействующий эффект. Испытание инбредных линий на сочетаемость проводят при скрещивании линий одной породы (инкросс) или различных пород (инкроссбридинг). Комбинации между двумя линиями одной или двух пород называют простым скрещиванием, а продукт такого скрещивания — двухлинейным гибридом.

Этот двухлинейный гибрид, как правило, не конечный продукт. Его используют в скрещивании для получения четырехлинейных гибридов.

Необходимость вторичного скрещивания простого гибрида обусловлена очень высокими финансовыми затратами для производства инбредных линий и проведением дорогостоящего испытательного скрещивания. Поэтому в качестве материнской формы при получении коммерческих гибридов используют, как правило, простых гибридов, которые имеют более высокую продуктивность и жизнеспособность по сравнению с инбредными исходными линиями и, следовательно, оставляют намного больше возможностей получить гибридных кур для промышленных целей. Экономический эффект от использования инбредно-гетерозисного разведения во многом зависит от схемы выведения инбредных линий и методов проверки их комбинационной способности, что должно определяться в каждом конкретном случае селекционной практики, исходным материалом и условиями внешней среды.

Трудности выведения и сохранения инбредных линий вызвали необходимость разработки других методов по-

лучения эффекта гетерозиса, минуя процесс создания линий с высоким коэффициентом инбридинга. Одни из таких методов — топкросс.

ТОПКРОСС

Под топкроссным методом селекции на гетерозис понимается спаривание петухов инбредных линий с курами неинбредных линий или открытых популяций. Топкроссный метод селекции в основном используется для оценки общей комбинационной способности инбредных линий — испытательный топкросс, в котором спаривают петухов всех инбредных линий с курами одного аутбредного стада (тест-группа). Общую комбинационную ценность отдельных инбредных линий оценивают по средней продуктивности гибридных потомков, так как гаметы особей исходной популяции генетически эквивалентны гаметам особей случайных инбредных линий, выведенных из исходной популяции без селекции. Если продуктивность гибридов, полученных от скрещивания одной из линий с тест-группой, будет выше, чем в среднем по всем гибридам остальных сочетаний, то их общую комбинационную способность оценивают как положительную.

Обобщение данных опытов показывает, что более высокие результаты продуктивности гибридного потомства получают при применении топкросса в сравнении со скрещиванием инбредных линий. Коэффициент корреляции инбредная линия — тест-группа находится в пределах $+0,80$ и между инбредными линиями около $+0,40$. Изучение комбинационной способности инбредных линий с помощью испытательного топкросса позволило достичь положительной регрессии в основном для массы тела и быстроты оперяемости бройлеров и массы яиц кур. По остальным показателям продуктивности данные разных исследований весьма противоречивы, что можно объяснить, по-видимому, различиями схем топкросса, генетическим материалом и условиями, в которых проводили скрещивания и испытания гибридного потомства. По нашему мнению, возможно применение в практике селекции птицеводства схемы, показанной на рисунке 9.

Самцов с умеренным инбридингом для использования по подобной схеме получают следующим образом. Вначале для получения гетерозиготного материала про-



Рис. 9. Схема скрещивания инбредных линий с тест-группой

...ают межпородные скрещивания, генетически дифференцированные по гетерозису. В птицеводстве пока не применяют скрещивания инбредных линий с тест-группой, которые получают в результате скрещивания инбредных линий с тест-группой. В других случаях используют метод скрещивания инбредных линий с тест-группой. Поэтому на современном этапе детального изучения скрещивания инбредных линий с тест-группой на тест-линию...

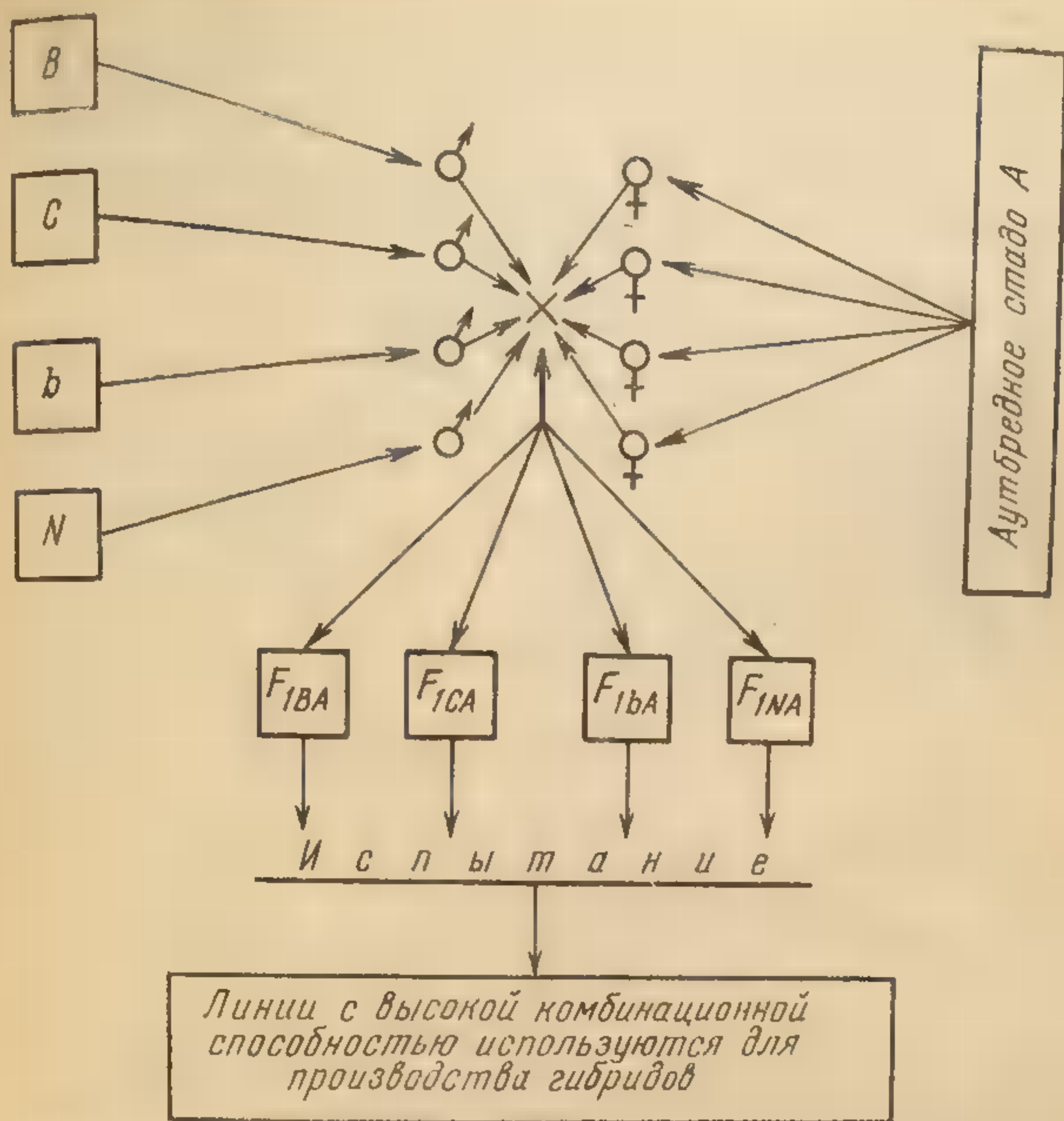


Рис. 9. Схема скрещивания при топкроссе для получения гибридных кур.

водят межпородные скрещивания или спаривание двух генетически дифференцированных линий одной породы. Гибридное потомство сочетаний, проявляющих эффект гетерозиса по важнейшим селекционируемым признакам, скрещивают между собой. От родственного спаривания гибридов получают производителей с умеренным инбридингом, которых и используют в топкроссе. Топкроссу в птицеводстве пока отводится ограниченная роль — роль тестера для определения комбинационной способности. В других случаях с методом «топкросс» соперничает метод скрещивания сочетающихся заводских линий. Поэтому на современном этапе метод топкроссов требует более детального изучения и проверки.

Другими методами селекции на гетерозис без использования тесного инбридинга, для которых характерно сверхдоминирование, являются периодическая селекция на тест-линию и периодическая реципрокная селекция

на комбинационную способность. Оба эти метода построены на общих основных положениях и не имеют принципиальных различий. В основе периодической и реципрокной периодической селекции лежит метод скрещивания и анализа его результатов. В связи с этим родителей для следующего поколения отбирают не по фенотипу, а по продуктивности их потомства.

Основное различие методического характера состоит в том, что при периодической селекции улучшаемую совокупность особей скрещивают с тестером, полученным путем инбридинга или же путем простого отбора а при реципрокной периодической селекции одновременно улучшают обе скрещиваемые группы птиц, каждая из которых служит тестером для другой.

ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Принцип периодической селекции основан на скрещивании самцов и самок улучшаемой популяции с самцами и самками отселекционированной инбредной линии или кросса инбредных линий (тестеры). При этом для дальнейшего разведения отбирают таких особей, которые при скрещивании с тестером дают потомство с эффектом гетерозиса. Для осуществления системы периодической селекции вначале производят выбор линий и индивидуумов по их продуктивным и племенным качествам. Отобранных особей спаривают с петухами инбредной линии для выявления хорошо сочетающихся пар (рис. 10). На втором этапе самок с наследственно обусловленной комбинационной способностью испытывают популяции спаривают с лучшими в племенном отношении самцами этой же группы для размножения. На третьем этапе размноженных, хорошо сочетающихся самок скрещивают с самцами инбредной линии для производства промышленных гибридов и выявления новых комбинаций с более высоким эффектом гетерозиса. Этот процесс продолжается непрерывно.

С помощью метода периодической селекции можно эффективно вести отбор в начале его использования, так как именно в это время различия в генных концентрациях между улучшаемой популяцией и тестером наиболее велики. Причина этого в том, что общая комбинационная способность самцов инбредной линии-тестера predetermined, улучшаться может только общая комбина-

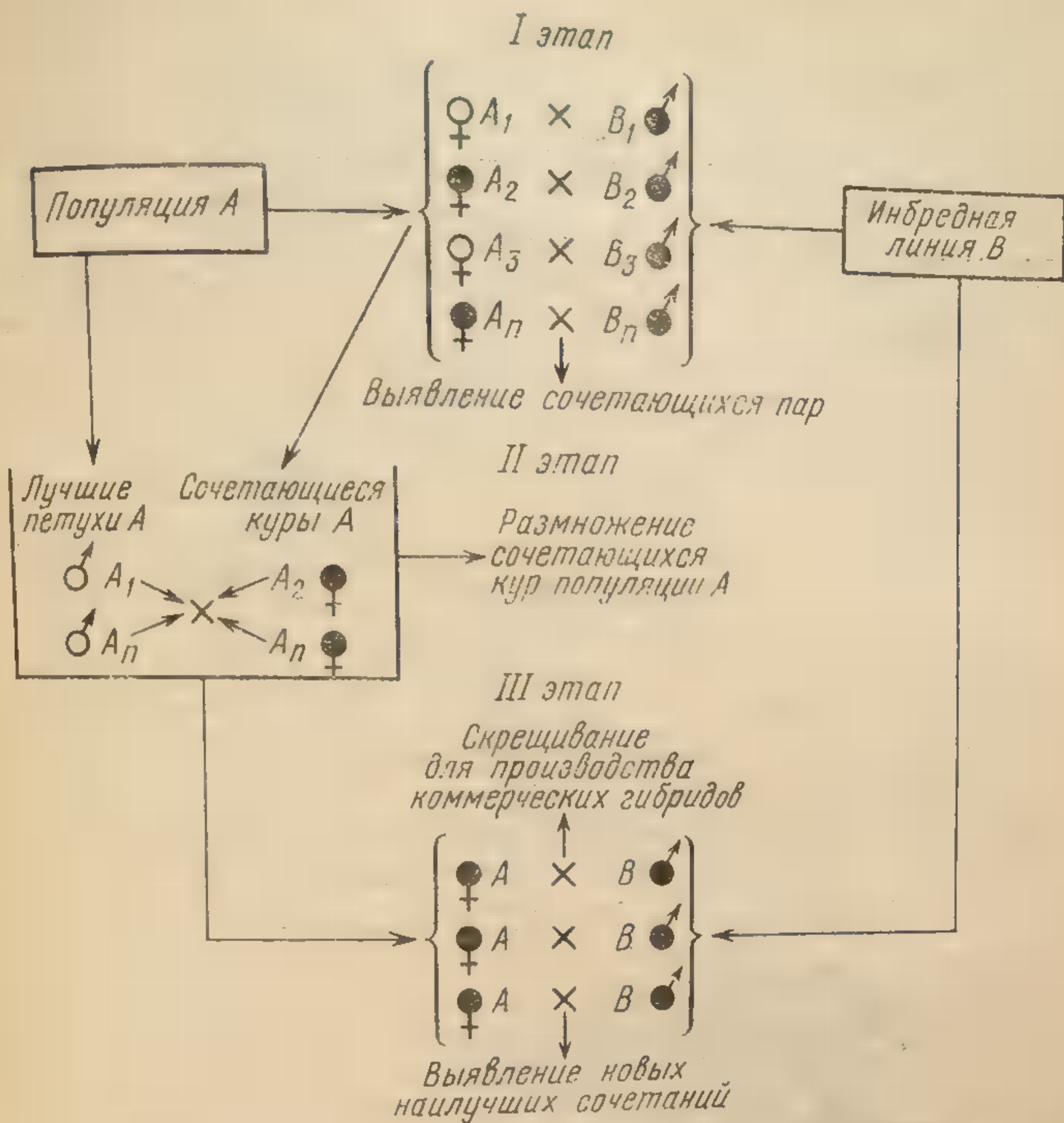


Рис. 10. Схема периодической селекции на тест линии.

ционная ценность оцениваемой популяции (самок и самцов) и специфическая комбинационная способность гибридов. Следовательно, вся работа периодической селекции базируется на скрещивании лучших, отобранных особей популяции, самок из какой-то неотселекционированной линии (тестер). В дальнейшем отобранных на основе оценки по качеству потомства лучших особей популяции спаривают для расширения воспроизводства наиболее ценных форм.

РЕЦИПРОКНАЯ ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Превосходство реципрокной периодической селекции над методами, описанными выше, заключается в том, что она позволяет полностью использовать гетерозис

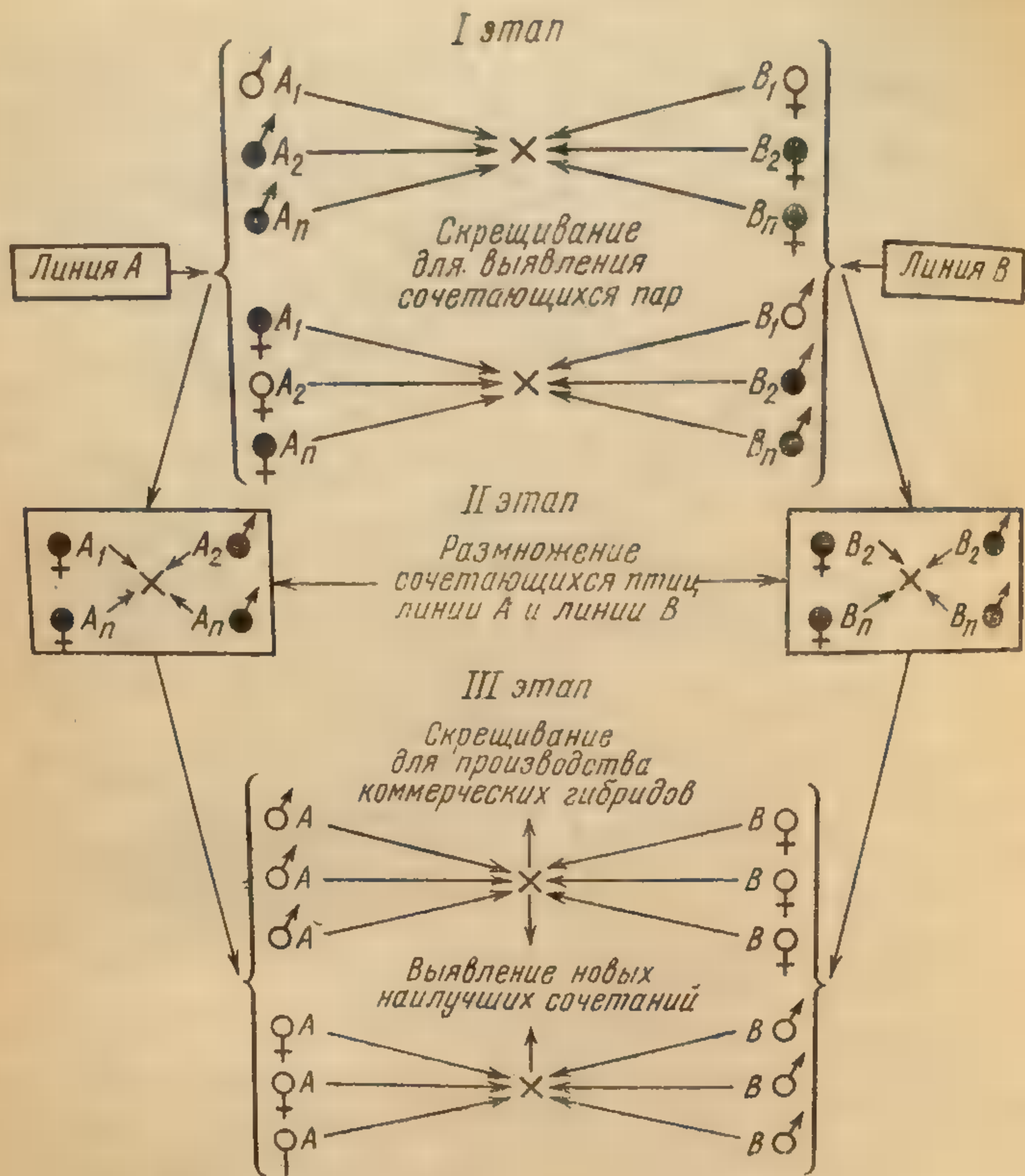


Рис. 11. Схема реципрокной периодической селекции.

путем выявления наилучших сочетаний родительских пар, за исключением получения инбредных линий или инбредных производителей.

При периодической реципрокной селекции работу ведут с двумя популяциями или линиями, которых скрещивают между собой. На основе оценки по качеству гибридного потомства лучшие родительские формы воспроизводят, а селекцию с использованием групп птиц и лучших особей в реципрокных кроссах продолжают. Методика работы показана на рисунке 11. На приведенной схеме по методу реципрокной селекции видно скрещивание двух линий, условно обозначенных А и В.

На первом этапе реципрокной периодической селекции птицу линии А и линии В скрещивают реципрокно по схеме ♀ А × ♂ В и ♀ В × ♂ А. На втором этапе по результатам скрещивания отбирают лучших родителей для расширенного воспроизводства при спаривании особей в пределах линии, то есть ♀ А × ♂ А и ♀ В × ♂ В.

На третьем этапе размноженную лучшую птицу линий А и В используют для производства промышленных гибридов. Здесь же выявляют новые наилучшие сочетания пар и по существу схема первого этапа повторяется. Всех прочих особей, а также получаемых гибридов в процессе селекции, которые служат лишь для оценки комбинационной способности их родителей, выбраковывают.

Реципрокная периодическая селекция на начальных этапах работы не исключает использования инбридинга, правда, в более умеренных степенях родства. При этом проводят отбор по тем признакам, которые подвержены инбредной депрессии и обнаруживают эффект гетерозиса. В общем применение умеренного инбридинга при данном методе селекции оказывает благоприятное действие, создавая хорошую предпосылку для некоторой дифференцировки генных концентраций по локусам, затрагивающих селекционируемый признак.

Обобщив накопленный опыт предыдущих исследований по изучению эффективности использования периодической и периодической реципрокной селекции, можно отметить, что для признаков со средними и высокими значениями коэффициента наследуемости наиболее эффективен обычный метод семейной селекции с оценкой производителей по качеству потомства. Что касается периодической и реципрокной периодической селекции, то их результат в значительной степени зависит от продуктивности птиц исходных групп. Поэтому эти методы селекции лучше всего использовать для улучшения таких признаков, которые тесно связаны с репродуктивной способностью и имеют невысокое значение аддитивной генетической вариации. Они также эффективны для признаков, которые уже подверглись индивидуальной или семейной селекции, и по ним достигнут определенный потолок отбора. Нельзя не отметить организационную сложность в проведении реципрокных скрещиваний для отыскания наилучших сочетаний и выделения отцовских и материнских форм при получении коммерческих гибридов.

В связи с этим, несмотря на определенные достоинства реципрокной периодической селекции, возникает необходимость разработки методов прогнозирования продуктивности промышленных гибридов с целью ограничения числа скрещиваний.

Один из наиболее перспективных путей, на наш взгляд, — работы в направлении совершенствования методов семейной селекции, оценки производителей по качеству потомства и разработки методов оценки генотипа потомства с помощью иммунологических и биохимических полиморфных систем. В этом направлении необходимо вести работу, используя для этого весь имеющийся генофонд отечественной и зарубежной птицы.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ
КОМБИНАЦИОННОСТЬ

С эффектом гетерозиса...
...способности. Степень...
...спариваемых пар...
...племенную ценность...
...в скрещивании. Опреде...
...продуктивности (яйце...
...способностью птицы)...
...при скрещивании потомств...
...существует пока одни на...
...комбинационной способности...
...полученных результатов...
...Видное место в раскрыт...
...комбинационной способности...
...И. Шмидта, который...
...по диадальному...
...с одними и теми же...
...родительских...
...были про...
...Дж. Шеллом и Е. Ист...
...Несколько позже Хэл...
...исследований и у...
...Эти и...
...повышения урожая...
...животноводства...
...Проведенные работы по...
...1) общую комбинацию...
...скрещивании птиц данной...
...получается гетерозис, на...
...ней величайшей гетерос...
...участием...

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ

С эффектом гетерозиса связано понятие о комбинационной способности, степень проявления которой у различных спариваемых пар значительно варьирует. Поэтому племенную ценность родительских линий, используемых в скрещивании, определяют не только показателями продуктивности (яйценоскостью, качеством яиц, жизнеспособностью птицы), но и их способностью давать при скрещивании потомство с эффектом гетерозиса.

Существует пока один надежный путь определения комбинационной способности — это скрещивание и анализ полученных результатов.

Видное место в раскрытии генетической природы комбинационной способности занимают работы датского ученого И. Шмидта, который впервые организовал эксперимент по диаллельному скрещиванию двух производителей с одними и теми же самками и выявил разную сочетаемость родительских пар. Глубокие исследования сочетаемости родительских пар. Глубокие исследования по этой проблеме были проведены американскими учеными Дж. Шеллом и Е. Истом и Д. Джонсоном на кукурузе. Несколько позже Хэлл расширил основные принципы этих исследований и установил, что важным фактором повышения урожая у гибридов кукурузы является сверхдоминирование. Эти и другие работы дали толчок дальнейшим исследованиям не только в растениеводстве, но и в животноводстве.

Проведенные работы позволили выделить два разных понятия:

1) общую комбинационную способность, когда при скрещивании птиц данной линии с разными генотипами получается гетерозис, измеряется эта способность средней величиной гетерозиса по всем гибридным комбинациям с участием данной линии;

2) специфическую комбинационную способность (проявление гетерозиса при сочетаниях данной линии с определенной линией). Степень проявления эффекта гетерозиса в данном случае измеряется величиной отклонения определенного показателя продуктивности конкретного сочетания линий от средних показателей по всем гибридным комбинациям.

В математической символике значение этих типов комбинационной способности может быть выражено следующим образом:

$$Г (AB) = ОК (A) + ОК (B) + СК (AB),$$

где $Г (AB)$ — генетически обусловленная продуктивность гибридов AB ; $ОК$ — общая и $СК$ — специфическая комбинационная способность линий A , B и их гибридов AB .

На общую комбинационную способность преимущественное влияние оказывают аддитивные гены и эпистаз. Эффекты специфической комбинационной способности могут быть результатом доминирования, эпистаза, взаимодействия генов и условий внешней среды и других неаддитивных генов.

Специально проведенные опыты показали, что с увеличением степени инбридинга и генетической дифференцировки исходных линий роль специфической комбинационной способности возрастает. Это имеет прямое отношение к прогнозированию результатов скрещиваний на основе показателей родительских форм.

Установлено, что комбинационная способность — наследственный признак и может быть изменена путем селекции. При этом на основные признаки продуктивности более сильное влияние оказывает общая комбинационная способность, чем специфическая.

Описанные ранее приемы выявления комбинационной способности (топкросс, периодическая селекция на тест-линию и реципрокная периодическая селекция) — пока основные методы повышения эффективности использования гетерозиса путем улучшения сочетаемости родительских пар.

Дальнейшее выяснение генетических основ комбинационной способности для безошибочного прогнозирования качества гибридного потомства по признакам их родителей — одна из важнейших задач современной генетики популяции.

Применение соответствующих теорий и методов математической статистики позволяет правильно оценить влияние различных факторов на варьирующий признак. В этом отношении большой практический интерес представляет теория планирования эксперимента и дисперсионный анализ. С их помощью в исследованиях по гетерозису можно установить с количественной стороны отражение в фенотипическом разнообразии результативного признака у гибридов действия разных генетических причин, вызывающих явление гетерозиса.

Спрэг и Тейтум (1942), Рояс и Спрэг (1952), Гриффинг (1956) разработали и предложили математические методы определения общей и специфической комбинационной способности. Применение этих методов дает возможность определить эффекты общей и специфической комбинационной способности, их варианты, степень наследуемости селекционируемых признаков, относительную величину отдельных слагаемых генетической вариации, влияющих на величину признака у гибридного потомства. Полученные данные такого рода позволяют также выяснить характер взаимодействия комбинационной способности с условиями внешней среды. Предлагаемые методы определения различных генетических параметров общей и специфической комбинационной способности не следует считать вполне совершенными, так как каждый из них имеет определенные недостатки. Однако познание и использование этих методов в практике птицеводства будет способствовать дальнейшему совершенствованию методов оценки и селекции на комбинационную способность.

Оценка общей и специфической комбинационной способности линий кур в системе диаллельных скрещиваний

Лаш (1948) рассматривал систему диаллельных скрещиваний как средство изучения генетического состояния и получения сведений о генетических параметрах по селекционируемым признакам в линиях.

Однако надо иметь в виду, что в теоретической основе и практическом использовании метод диаллельных скрещиваний имеет некоторые недостатки. Особенно это относится к системе реципрокных скрещиваний для отыскания наилучших сочетаний линий и выделения от-

цовских и материнских форм. В связи с этим возникает необходимость в прогнозировании продуктивности кроссов для ограничения числа скрещиваний.

Теория и анализ диаллельных скрещиваний с использованием математических методов были разработаны Хейманом (1954), а обсуждение теоретических вопросов с точки зрения генетики и математики было сделано Кемпторном (1956) и Гриффингом (1956).

Математическую модель и формулу для оценки общей и специфической комбинационной способности, материнского и сцепленного с полом эффекта предложил Хендерсон (1948, 1953).

Схема анализа результатов диаллельных скрещиваний может изменяться в зависимости от того, скрещивают линии одинакового или разного направления продуктивности. Рассмотрим такие случаи на конкретных примерах.

Оценка комбинационной способности линий одинакового направления селекции

В основу анализа результатов диаллельных скрещиваний линий одинакового направления селекции взят метод, предложенный Гриффингом, который может изменяться в зависимости от того, будут ли включены в испытания реципрокные скрещивания и родительские формы. Исходя из этого, возможны четыре математических метода определения общей и специфической комбинационной способности, когда в испытания включают:

1. Гибридное потомство F_1 от скрещивания всех линий реципрокно с включением родительских форм — всего p^2 комбинаций.

2. Родительские линии и гибриды F_1 от прямого скрещивания — всего $\frac{1}{2} p(p+1)$ комбинаций.

3. Гибридное потомство F_1 от скрещивания всех линий реципрокно без включения родительских форм — всего $p(p-1)$ комбинаций.

4. Только прямые скрещивания F_1 без родительских линий и реципроков — всего $\frac{1}{2} p(p-1)$ комбинаций.

Каждый метод позволяет делать дифференцированную форму анализа.

Пример. Исследовали четыре линии кур московской породной группы (условно обозначенные заглавными буквами русского алфавита — Б, Г, Т и Л) яичного направления селекции. Коэффициент

инбридинга, вычисленный по Райту, в линиях не превышал 30%. В результате диаллельных скрещиваний линий по схеме каждая с каждой реципрокно было получено 6 вариантов прямых и 6 обратных гибридных комбинаций и 4 варианта от внутрилинейных спариваний. Несушки каждого варианта получены от двух петухов и пяти групп кур-сестер численностью около 30 голов. Условия выращивания молодняка и содержания взрослых кур были одинаковы для всех групп. От каждого варианта скрещивания на испытании находилось в среднем по 30 дочерей. Для большей наглядности расчетов мы ограничились одним признаком — яйценоскостью, которую определяли на основании индивидуального учета за 500 дней жизни (табл. 19). Эффект гетерозиса по яйценоскости гибридных кур рассчитывали относительно среднего показателя обеих родительских линий. Таким же образом можно рассчитывать комбинационную ценность линий и по множеству количественных признаков.

ТАБЛИЦА 19

Среднее значение яйценоскости (шт.) гибридных и чистопородных кур

♂	Прямые (♀)				Σx _i	♀	Обратные (♂)				Σx _i
	Б	Г	Т	А			Б	Г	Т	А	
Б	209,1	208,6	224,1	218,4	860,2	Б	209,1	223,9	229,1	206,3	868,4
Г	208,6	206,5	212,6	207,5	835,2	Г	223,9	206,5	225,1	219,1	874,6
Т	224,1	212,6	213,3	215,3	865,3	Т	229,1	225,1	213,3	226,0	893,5
А	218,4	207,5	215,3	211,0	852,2	А	206,3	219,1	226,0	211,0	862,4

Первый шаг математического анализа заключается в установлении генетических различий между испытываемыми гибридами, которые определяли дисперсионным методом, используя неравномерный иерархический комплекс (табл. 20, 21, 22, 23, 24).

Во всех расчетах для облегчения работы с квадратами яичная продуктивность несушек в группах уменьшена на 200.

Метод I

$$C = \frac{(\Sigma\Sigma\Sigma x)^2}{N} = \frac{6780,0^2}{433,0} = 106\,171,98;$$

$$C_y = \Sigma\Sigma\Sigma (x)^2 - C = 188\,891,0 - 106\,171,98 = 82\,719,02;$$

$$C_x = \Sigma\Sigma \frac{(\Sigma x)^2}{n} - C = \frac{376,0^2}{41} + \frac{222,0^2}{34} + \frac{400,0^2}{30} + \frac{330,0^2}{30} + \frac{699,0^2}{29} + \frac{164,0^2}{19} + \frac{290,0^2}{23} + \frac{880,0^2}{35} +$$

$$+ \frac{621,0^2}{20} + \frac{553,0^2}{19} + \frac{460,0^2}{25} + \frac{225,0^2}{30} + \frac{306,0^2}{20} +$$

$$+ \frac{151,0^2}{24} + \frac{401,0^2}{21} + \frac{702,0^2}{27} - C =$$

$$= 130\,568,47 - 106\,171,98 = 24\,396,49;$$

$$C_A = \sum \frac{(\sum \Sigma x)^2}{\Sigma n} - C = \frac{1699,0^2}{114} + \frac{1358,0^2}{113} + \frac{2139,6^2}{104} +$$

$$+ \frac{1584,3^2}{102} - C = 110\,267,15 - 106\,171,98 =$$

$$= 4\,095,17;$$

$$C_B = C_x - C_A = 24\,396,49 - 4\,095,17 = 20\,301,32;$$

$$C_e = C_y - C_x = 82\,719,02 - 24\,396,49 = 58\,322,53;$$

$$C_A + C_B + C_e = 4\,095,17 + 20\,301,32 + 58\,322,53 =$$

$$= 82\,719,02.$$

ТАБЛИЦА 20

Вспомогательная таблица для расчета дисперсий по яйценоскости кур (х)

Группа кур	n	Σх	Σх²
Родительские линии			
Б	41	376	6244
Г	34	222	4534
Т	30	400	6876
А	30	330	5640
ΣΣ по родительским	135	1328	23 294
Прямые гибриды (♀ × ♂)			
Т × Б	29	699	17 880
Г × Б	19	164	5 096
А × Б	25	460	13 650
Т × Г	23	290	7 038
А × Г	30	225	6 300
А × Т	20	306	10 403
ΣΣ по прямым	146	2144	60 417

Продолжение

Группа кур	■	Σx	Σx^2
Обратные гибриды (♀ ♂)			
Б×А	24	151	7 120
Г×А	21	401	18 475
Т×А	27	702	21 125
Г×Т	35	880	23 520
Б×Г	26	621	15 871
Б×Т	19	553	19 071
$\Sigma\Sigma$ по обратным	152	3308	105 180
$\Sigma\Sigma\Sigma$ по всем вариантам	433	6780	188 891

ТАБЛИЦА 21

Результаты дисперсионного анализа яйценоскости кур по методу I

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$P=0,05$	0,01	0,001
Между линиями (C_A)	4 095,2	3	1365,1	1,9	2,9	4,6	7,2
Внутри линий по производителям (C_B)	20 301,3	28	725,1	5,0	1,5	1,7	2,1
Взаимодействие генотип — среда (C_x)	24 396,5	31	787,0	5,4	1,5	1,7	2,1
Неучтенные факторы (C_e)	58 322,5	401	145,4	—	—	—	—
Общая изменчивость (C_y)	82 719,0	432	—	—	—	—	—

Метод II

$$C = \frac{(\Sigma\Sigma\Sigma x)^2}{N} = \frac{3472,0^2}{281} = 42\,899,59;$$

$$C_y = \Sigma\Sigma\Sigma (x)^2 - C = 83\,711,0 - 42\,899,59 = 40\,811,41;$$

$$C_x = \frac{376,0^2}{41} + \frac{222,0^2}{34} + \frac{400,0^2}{30} + \frac{330,0^2}{30} + \frac{699,0^2}{29} +$$

$$+ \frac{164,0^2}{19} + \frac{290,0^2}{23} + \frac{460,0^2}{25} + \frac{225,0^2}{30} + \frac{306,0^2}{20} -$$

$$- C = 50\,614,7 - 42\,899,59 = 7\,715,11;$$

$$C_A = \sum \frac{(\sum \sum x)^2}{\sum n} - C = \frac{1699^2}{114} + \frac{737^2}{87} + \frac{706^2}{50} +$$

$$+ \frac{330^2}{30} - C = 45\,163,102 - 42\,899,59 = 2263,51;$$

$$C_B = C_x - C_A = 7715,11 - 2263,51 = 5451,6;$$

$$C_e = C_y - C_x = 40\,811,41 - 7715,11 = 33\,096,3;$$

$$C_A + C_B + C_e = 2263,51 + 5451,6 + 33\,096,3 =$$

$$= 40\,811,41.$$

ТАБЛИЦА 22

Результаты дисперсионного анализа яйценоскости кур по методу II

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{\text{расч}}$	$F_{\text{табл}}$		
					$p=0,05$	$0,01$	$0,001$
Между линиями (C_A)	2 263,5	3	754,5	2,2	3,2	5,3	9,0
Внутри линий по производителям (C_B)	5 451,6	16	340,7	2,7	1,7	2,1	2,6
Взаимодействие генотип — среда (C_x)	7 715,1	19	406,1	3,2	1,6	2,0	2,5
Неучтенные факторы (C_e)	33 096,3	261	126,8	—	—	—	—
Общая изменчивость (C_y)	40 811,4	280	—	—	—	—	—

Метод III

$$C = \frac{(\sum \sum \sum x)^2}{N} = \frac{5452,0^2}{298} = 99\,756,96;$$

$$C_y = \sum \sum \sum (x)^2 - C = 165\,597,0 - 99\,756,96 =$$

$$= 65\,840,04;$$

$$C_x = \frac{699,0^2}{29} + \frac{164,0^2}{19} + \frac{290,0^2}{23} + \frac{880,0^2}{35} + \frac{621,0^2}{26} +$$

$$+ \frac{553,0^2}{19} + \frac{460,0^2}{25} + \frac{225,0^2}{30} + \frac{306,0^2}{20} + \frac{151,0^2}{24} +$$

$$+ \frac{401,0^2}{21} + \frac{702,0^2}{27} - C = 116\,707,47 - 99\,756,96 =$$

$$= 16\,950,51;$$

ТАБЛИЦА 23

Результаты дисперсионного анализа яйценоскости кур по методу III

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{таб}$		
					$P=0,05$	0,01	0,001
Между линиями (C_A)	3 160,3	3	1053,4	1,5	3,1	4,9	8,1
Внутри линий по производителям (C_B)	13 790,0	20	689,5	3,9	1,6	2,0	2,5
Взаимодействие генотип — среда (C_x)	16 950,5	23	737,0	4,1	1,6	1,9	2,3
Неучтенные факторы (C_e)	48 889,5	274	178,4	—	—	—	—
Общая изменчивость (C_y)	65 840,0	297	—	—	—	—	—

$$C_A = \sum \frac{(\sum \Sigma x)^2}{n} - C = \frac{1323,0^2}{73} + \frac{1136,0^2}{79} +$$

$$+ \frac{1739,0^2}{74} + \frac{1254,3^2}{72} - C = 102\,917,22 -$$

$$- 99\,756,96 = 3160,26;$$

$$C_B = C_x - C_A = 16\,950,51 - 3160,26 = 13\,790,25;$$

$$C_e = C_y - C_x = 65\,840,04 - 16\,950,51 = 48\,889,53;$$

$$C_A + C_B + C_e = 3160,26 + 13\,790,25 + 48\,889,53 = \\ = 65\,840,04.$$

Метод IV

$$C = \frac{(\sum \sum \Sigma x)^2}{N} = \frac{2144,0^2}{146} = 31\,484,49;$$

$$C_y = \sum \sum \Sigma (x)^2 - C = 60\,417,0 - 31\,484,99 = \\ = 28\,932,51;$$

$$C_x = \sum \sum \frac{(\Sigma x)^2}{n} - C = \frac{699,2^2}{29} + \frac{164^2}{19} + \frac{290^2}{23} + \\ + \frac{460^2}{25} + \frac{225^2}{30} + \frac{306,0^2}{20} - C = 36\,753,71 -$$

$$\begin{aligned}
 & - 31\,484,49 = 5269,22; \\
 C_A &= \sum \frac{(\sum x)^2}{n} - C = \frac{1323^2}{73} + \frac{515^2}{53} + \\
 & + \frac{306^2}{20} - C = 33\,663,15 - 31\,484,49 = 2178,66; \\
 C_B &= C_x - C_A = 5269,22 - 2178,66 = 3090,56; \\
 C_e &= C_y - C_x = 28\,932,51 - 5269,22 = 23\,663,29; \\
 C_A + C_B + C_e &= 2178,66 + 3090,56 + 23\,663,29 = \\
 & = 28\,932,51
 \end{aligned}$$

ТАБЛИЦА 24

Результаты дисперсионного анализа яйценоскости кур по методу IV

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$P=0,05$	$0,01$	$0,001$
Между линиями (C_A)	2 178,7	3	726,2	1,9	4,1	7,6	15,8
Внутри линий по производителям (C_B)	3 090,6	8	386,3	2,2	2,0	2,6	3,6
Взаимодействие генотип — среда (C_x)	5 269,2	11	479,0	2,7	1,9	2,4	3,2
Неучтенные факторы (C_e)	23 663,3	134	176,6	—	—	—	—
Общая изменчивость (C_y)	28 932,5	145	—	—	—	—	—

Полученные данные о влиянии генотипов на разнообразие яйценоскости кур позволяют отвергнуть нулевую гипотезу и приступить к вычислению оценок факториальных вариантов и показателей силы влияния.

Метод I

Определение факториальных вариантов:

$$\sigma_A^2 = \frac{S_1^2 - S_2^2}{(mn)_0} = \frac{1365,1 - 725,1}{13,1} = 48,86;$$

$$\sigma_B^2 = \frac{S_2^2 - S_e^2}{n_0} = \frac{725,1 - 145,4}{3,63} = 159,7;$$

$$\sigma_y^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_e^2 = 48,86 + 159,7 + 145,4 = 353,96.$$

Определив факториальные варианты, рассчитаем коэффициенты внутриклассовой корреляции (показатель силы влияния).

Влияние в целом линий Б, Г, Т и А московских кур будет равно

$$r_{\omega}^A = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_y^2} = \frac{48,86}{353,96} = 0,138.$$

По производителям

$$r_{\omega}^B = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_y^2} = \frac{159,7}{353,96} = 0,451.$$

Взаимодействие генотип — среда

$$r_{\omega}^x = r_{\omega}^A + r_{\omega}^B = 0,138 + 0,451 = 0,589.$$

Неучтенные факторы (условия внешней среды)

$$r_{\omega}^e = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_y^2} = \frac{145,4}{353,96} = 0,411;$$

общее влияние факторов $0,138 + 0,451 + 0,411 = 1.$

Метод II

$$\sigma_A^2 = \frac{754,5 - 340,7}{13,2} = 31,35; \quad \sigma_B^2 = \frac{340,7 - 126,8}{2,69} = 80,72;$$

$$\sigma_y^2 = 31,35 + 80,72 + 126,8 = 238,87,$$

тогда

$$r_{\omega}^A = \frac{31,35}{238,87} = 0,131;$$

$$r_{\omega}^B = \frac{80,72}{238,87} = 0,338; \quad r_{\omega}^x = 0,131 + 0,338 = 0,469;$$

$$r_{\omega}^e = \frac{126,8}{238,87} = 0,531;$$

общее влияние факторов $0,131 + 0,338 + 0,531 = 1.$

Метод III

$$\sigma_A^2 = \frac{1053,4 - 689,5}{11,8} = 30,84; \sigma_B^2 = \frac{689,5 - 178,4}{3,21} = 159,22,$$

$$\sigma_y^2 = 30,84 + 159,22 + 178,4 = 368,46,$$

тогда

$$r_{\omega}^A = \frac{30,84}{368,46} = 0,084;$$

$$r_{\omega}^B = \frac{159,22}{368,46} = 0,432; r_{\omega}^x = 0,084 + 0,432 = 0,516;$$

$$r_{\omega}^e = \frac{178,4}{368,46} = 0,484;$$

общее влияние факторов

$$0,084 + 0,432 + 0,484 = 1.$$

Метод IV

$$\sigma_A^2 = \frac{726,6 - 386,3}{11,0} = 30,9; \sigma_B^2 = \frac{386,3 - 176,6}{3,1} = 67,65;$$

$$\sigma_y^2 = 30,9 + 67,65 + 176,6 = 275,15,$$

тогда

$$r_{\omega}^A = \frac{30,9}{275,15} = 0,112;$$

$$r_{\omega}^B = \frac{67,65}{275,15} = 0,246; r_{\omega}^x = 0,112 + 0,246 = 0,358;$$

$$r_{\omega}^e = \frac{176,6}{275,15} = 0,642 \text{ и общее влияние факторов}$$

$$0,112 + 0,246 + 0,642 = 1.$$

Вычисление коэффициента внутриклассовой корреляции позволяет выделить доли изменчивости, обусловленные генотипическим влиянием, выраженные в процентах к общему разнообразию, обусловленные неучтенными в эксперименте факторами — условиями внешней среды. В данном примере доля генотипического влияния находилась в пределах 35,8—58,9% и неучтенных факторов — 46,9—64,2%. Влияние линий Б, Г, Т и А на проявление эффекта гетерозиса по яичной продуктивности у гибридного потомства составило 8,4—13,8%, что значительно ниже, чем у петухов-производителей внутри линий —

24,6—45,1%. Можно сделать вывод о наличии больших резервов для внутрилинейной селекции в направлении повышения общей комбинационной способности линий.

Следующий этап работы — анализ разнообразия, обусловленного наследственными особенностями гибридных комбинаций с целью выделения вариантов общей ■ специфической комбинационной способности, а также реципрокных эффектов испытываемых линий кур (табл. 25). В схеме анализа $M_e = M_{e/ес}$, где M_e — средний квадрат

ТАБЛИЦА 25

Схема анализа вариантов комбинационной способности

Источник варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты
Метод I			
Общая комбинационная способность	S_q	$p-1$	M_q
Специфическая комбинационная способность	S_s	$p(p-1)/2$	M_s
Реципрокные эффекты	S_r	$p(p-1)/2$	M_r
Неучтенные факторы	S_e	$(p^2-1)(n-1)$	M_e
Метод II			
Общая комбинационная способность	S_q	$p-1$	M_q
Специфическая комбинационная способность	S_s	$p(p-1)/2$	M_s
Неучтенные факторы	S_e	$\left[\frac{1}{2} p(p-1) - 1\right] (n-1)$	M_e
Метод III			
Общая комбинационная способность	S_q	$p-1$	M_q
Специфическая комбинационная способность	S	$p(p-3)/2$	M_s
Реципрокные эффекты	S_r	$p(p-1)/2$	M_r
Неучтенные факторы	S_e	$[p(p-1)-1] (n-1)$	M_e
Метод IV			
Общая комбинационная способность	S_q	$p-1$	M_q
Специфическая комбинационная способность	S_s	$p(p-3)/2$	M_s
Неучтенные факторы	S_e	$\left[\frac{1}{2} (p-1) (p-1)\right] (n-1)$	M_e

ошибки неучтенных в эксперименте факторов (дисперсия по выявлению генетических различий между гибридами); v — число повторностей (в данном случае производители, от которых получено потомство каждого сочетания); s — число наблюдений в группе, принятое за 5 (число кур-сестер, спариваемых с петухами).

Техника расчетов вариантов комбинационной способности приведена ниже.

Метод I

Суммы квадратов

1. Общей комбинационной способности

$$S_q = \frac{1}{2p} \sum_i (x_{i.} + x_{.i}) - \frac{2}{p^2} X^2_{..} = \frac{1}{2 \cdot 4} [(60,2 + 68,4)^2 + (35,2 + 74,6)^2 + (65,3 + 93,5)^2 + (52,5 + 62,4)^2] - \frac{2}{4^2} \cdot 255,9^2 = \frac{1}{8} 67013,5 - \frac{2}{16} 65484,81 = 8376,68 - 8185,6 = 191,08.$$

2. Специфической комбинационной способности

$$S_s = \frac{1}{2} \sum_i \sum_j (x_{ij} + x_{ji}) - \frac{1}{2p} \sum_i (x_{i.} + x_{.i})^2 + \frac{1}{p^2} X^2_{..} = \frac{1}{2} [9,1(9,1 + 9,1) + 8,6(8,6 + 23,9) + 24,1(24,1 + 29,1) + 18,4(18,4 + 6,3) + 23,9(23,9 + 8,6) + 29,1(29,1 + 24,1) + 6,3(6,3 + 18,4) + 6,5(6,5 + 6,5) + 12,6(12,6 + 25,1) + 25,1(25,1 + 12,6) + 7,5(7,5 + 19,1) + 19,1(19,1 + 7,5) + 13,3(13,3 + 13,3) + 15,3(15,3 + 26,0) + 26,0(26,0 + 15,3) + 11,0(11,0 + 11,0) - 8376,68 + \frac{1}{16} 65484,81 = 4588,51 - 8376,68 + 4092,8 = 8681,31 - 8376,68 = 304,63.$$

3. Реципрокных эффектов

$$S_r = \frac{1}{2} \sum_{i < j} \sum (x_{ij} - x_{ji})^2 = \frac{1}{2} (8,6 - 23,9)^2 + \\ + (24,1 - 29,1)^2 + (18,4 - 6,3)^2 + (12,6 - \\ - 25,1)^2 + (7,5 - 19,1)^2 + (15,3 - 26,0)^2 = \\ = \frac{1}{2} 810,8 = 405,4.$$

Результаты вычислений сведены в таблицу 26.

Метод II

Суммы квадратов

1. Общей комбинационной способности

$$S_q = \frac{1}{p+2} \left[\sum_i (x_i + x_{ii})^2 - \frac{4}{p} X^2_{..} \right] = \frac{1}{4+2}.$$

ТАБЛИЦА 26

Анализ вариантов комбинационной способности

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$p=0,05$	0,01	0,001
Общая комбинационная способность	191,1	3	63,7	4,4	2,6	3,8	5,6
Специфическая комбинационная способность	304,6	6	50,8	3,5	2,1	2,8	3,8
Реципрокные эффекты	405,4	6	67,6	4,7	2,1	2,8	3,8
Неучтенные факторы	—	414	14,5	—			

$$M_e : bc = 145,4 : 10 = 14,5$$

$$[(60,2 + 9,1)^2 + (35,2 + 6,5)^2 + (65,3 + 13,3)^2 + \\ + (52,2 + 11,0)^2 - \frac{4}{4} 126,4^2] = \frac{1}{6} [16713,58 - \\ - 15976,96] = \frac{1}{6} 736,62 = 122,77.$$

2. Специфической комбинационной способности

$$S_s = \sum_{i \leq j} \sum x_{ij}^2 - \frac{1}{p+2} \sum_i (x_i + x_{ii})^2 +$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{2}{(p+1)(p+2)} X_{..}^2 = (9,1^2 + 8,6^2 + 24,1^2 + \\
& + 18,4^2 + 6,5^2 + 12,6^2 + 7,5^2 + 13,3^2 + 15,3^2 + \\
& + 11,0^2) - \frac{1}{6} 16713,58 + \frac{2}{30} 126,4^2 = 1865,38 - \\
& - 2785,6 + 1065,1 = 144,91.
\end{aligned}$$

Результаты вычислений сведены в таблицу 27.

Анализ вариаис комбинационной способности

ТАБЛИЦА 27

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$p=0,05$	0,01	0,001
Общая комбинационная способность	122,8	3	40,9	3,2	2,4	3,4	4,8
Специфическая комбинационная способность	144,9	6	24,1	1,9	2,1	2,9	3,9
Неучтенные факторы	—	268	12,7	—			

Метод III

Суммы квадратов

1. Общей комбинационной способности

$$\begin{aligned}
S_q &= \frac{1}{2(p-2)} \sum_i (x_{i.} + x_{.i})^2 - \frac{2}{p(p-2)} X_{..}^2 = \\
&= \frac{1}{2(4-2)} (51,1 + 59,3)^2 + (28,7 + 68,1)^2 + \\
&+ (52,0 + 80,2)^2 + (41,2 + 51,4)^2 - \frac{2}{4(4-2)} \times \\
&\times 216,0^2 = \frac{1}{4} 47\,610,0 - \frac{2}{8} 46\,656,0 = 214,36.
\end{aligned}$$

2. Специфической комбинационной способности

$$S_s = \frac{1}{2} \sum_{i < j} \sum (x_{ij} + x_{ji})^2 - \frac{1}{2(p-2)} \sum_i (x_{i.} + x_{.i})^2 +$$

$$+ \frac{1}{(p-1)(p-2)} X^2 = \frac{1}{2} (8,6 + 23,9)^2 + (24,1 + 29,1)^2 + (18,4 + 6,3)^2 + (12,6 + 25,1)^2 + (7,5 + 19,1)^2 + (15,3 + 26,0)^2 - \frac{1}{4} 47\,610,0 + \frac{1}{6} 216,0^2 =$$

$$= \frac{1}{2} 8331,12 - 12\,214,45 + 7776,0 = 39,06.$$

3. Реципрокные эффекты

$$S_r = \frac{1}{2} \sum_{i < j} \sum (x_{ij} - x_{ji})^2 = \frac{1}{2} (8,6 - 23,9)^2 + (24,1 - 29,1)^2 + (18,4 - 6,3)^2 + (12,6 - 25,1)^2 + (7,5 - 19,1)^2 + (15,3 - 26,0)^2 = \frac{1}{2} 810,8 = 405,4.$$

Результаты вычислений сведены в таблицу 28.

ТАБЛИЦА 28

Анализ вариаис комбинационной способности

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$p=0,05$	0,01	0,001
Общая комбинационная способность	214,4	3	71,4	4,0	2,6	3,9	5,6
Специфическая комбинационная способность	39,1	2	19,5	1,1	3,0	4,7	7,2
Реципрокные эффекты	405,4	6	67,6	3,8	2,1	2,9	3,9
Неучтенные факторы	—	283	17,8	—	—	—	—

Метод IV

Суммы квадратов

1. Общей комбинационной способности

$$S_q = \frac{1}{p-2} \sum_i x_i^2 - \frac{4}{p(p-2)} X^2 = \frac{1}{4-2} (51,1^2 + 28,7^2 + 52,0^2 + 41,2^2) - \frac{4}{4(4-2)} 86,5^2 =$$

$$= \frac{1}{2} 7836,34 - \frac{4}{8} 86,5^2 = 3918,17 - 3741,12 = 177,05.$$

2. Специфической комбинационной способности

$$S_s = \sum_{i < j} \sum x_{ij}^2 - \frac{1}{p-2} \sum_i x_i^2 + \frac{2}{(p-1)(p-2)} X^2_{..} =$$

$$= (8,6^2 + 24,1^2 + 18,4^2 + 12,6^2 + 7,5^2 + 15,3^2) -$$

$$- \frac{1}{2} 7836,34 + \frac{2}{6} 86,5^2 = 1442,43 - 3918,7 +$$

$$+ 2494,08 = 18,34.$$

Результаты вычислений сведены в таблицу 29.

Анализ вариаис комбинационной способности

ТАБЛИЦА 29

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$p=0,05$	0,01	0,001
Общая комбинационная способность	177,1	3	59,0	3,3	2,7	3,9	5,8
Специфическая комбинационная способность	18,3	2	9,2	0,5	3,1	4,8	7,4
Неучтенные факторы	—	137	17,7	—	—	—	—

Данные анализа показывают на высокодостоверное влияние вариаис общей комбинационной способности во всех четырех методах и реципрокных эффектов для методов I и III. Влияние специфической комбинационной способности на проявление эффекта гетерозиса по яичной продуктивности у гибридного потомства значительно ниже и было достоверным только для метода I.

Следующий этап — вычисление эффектов общей и специфической комбинационной способности.

Вычисления ведут для каждой линии, используя данные предыдущих расчетов и соответствующие формулы.

Метод I

1. Эффект общей комбинационной способности

$$\hat{q}_i = \frac{1}{2p} (x_{i.} + x_{.i}) - \frac{1}{p^2} X_{..}$$

тогда для линии Б

$$\hat{q}_B = \frac{1}{2 \cdot 4} (60,2 + 68,4) - \frac{1}{16} 255,9 = \frac{1}{8} 128,6 - \frac{1}{16} 255,9 = 16,07 - 15,99 = +0,08.$$

Таким же образом определяют эффекты и для других линий.

В данных расчетах эффекты общей комбинационной способности по яичной продуктивности кур равны: для линии Г — 2,26, для линии Т — +3,86 и для линии А — 1,66.

2. Эффекты специфической комбинационной способности

$$\hat{S}_{ij} = \frac{1}{2} (x_{ij} + x_{ji}) - \frac{1}{2p} (x_{i.} + x_{.i} + x_{j.} + x_{.j}) + \frac{1}{p^2} X_{..},$$

тогда для варианта с участием линии Б и Г кур московской породной группы эффекты специфической комбинационной способности будут равны:

$$\hat{S}_{БГ} = \frac{1}{2} (8,6 + 23,9) - \frac{1}{2 \cdot 4} (60,2 + 68,4 + 35,2 + 74,6) + \frac{1}{16} 255,9 = \frac{1}{2} 32,5 - \frac{1}{8} 238,4 + 15,99 = 16,25 - 29,8 + 15,99 = +2,44.$$

Для кроссов равны

Б×Т +6,7; Б×А —2,1; Г×Т +1,3; Г×А +1,2 и Т×А +2,5.

3. Эффекты реципрокных комбинаций

$$\hat{r}_{ij} = \frac{1}{2} (x_{ij} - x_{ji}).$$

Тогда для кроссов Б×Г реципрокные эффекты будут равны

$$\hat{r}_{БГ} = \frac{1}{2} (8,6 - 23,9) = 7,6.$$

Для сочетания с участием линий равны:

Б×Т 2,5; Б×А 6,1; Г×Т 6,2; Г×А 5,8 и Т×А 5,4.

Метод II

1. Эффект общей комбинационной способности

$$\hat{q}_i = \frac{1}{p+2} (x_i + x_{ii} - \frac{2}{p} X),$$

тогда для линии Б

$$\begin{aligned} \hat{q}_B &= \frac{1}{4+2} (60,2 + 8,6 - \frac{2}{4} 126,4) = \\ &= \frac{1}{6} (68,8 - 63,2) = +0,93. \end{aligned}$$

Эффекты общей комбинационной способности по яичной продуктивности кур равны: для линии Г $-3,6$; линии Т $+2,6$ и линии А $0,0$.

2. Эффекты специфической комбинационной способности.

$$\begin{aligned} \hat{S}_{ij} &= x_{ij} - \frac{1}{p+2} (x_{i.} + x_{ii} + x_{.j} + x_{jj}) + \\ &+ \frac{2}{(p+1)(p+2)} X.. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \hat{S}_{BG} &= 8,6 - \frac{1}{6} (60,2 + 9,1 + 35,2 + 6,5) + \frac{2}{30} 126,4 = \\ &= 8,6 - \frac{1}{6} 110,5 + \frac{2}{30} 126,4 = \\ &= 8,6 - 18,5 + 8,43 = -1,47. \end{aligned}$$

Для кроссов равны:

Б×Т $+7,9$; Б×А $+4,7$; Г×Т $+1,0$; Г×А $-1,5$ и
Т×А $+0,1$.

Метод III

1. Эффект общей комбинационной способности

$$\hat{q}_i = \frac{1}{2p(p-2)} [p(x_{i.} + x_{.i}) - 2X..],$$

тогда для линии Б

$$\begin{aligned} \hat{q}_B &= \frac{1}{2 \cdot 4(4-2)} [4(51,1 + 59,3) - 2 \cdot 216] = \\ &= \frac{1}{16} (441,6 - 432,0) = +0,6. \end{aligned}$$

Эффекты общей комбинационной способности по яйценоскости кур равны: для линии Г $-2,8$; линии Т $+6,1$ и линии А $-3,8$.

2. Эффекты специфической комбинационной способности

$$\hat{S}_{ij} = \frac{1}{2}(x_{ij} + x_{ji}) - \frac{1}{2(p-2)}(x_{i.} + x_{.i} + x_{j.} + x_{.j}) + \frac{1}{(p-1)(p-2)}X_{..}$$

$$\begin{aligned}\hat{S}_{БГ} &= \frac{1}{2}(8,6 + 23,9) - \frac{1}{4}(51,1 + 59,3 + 28,7 + 68,1) + \\ &+ \frac{1}{6}216 = \frac{1}{2}32,5 - \frac{1}{4}207,2 + \frac{1}{6}216 = \\ &= 16,25 - 51,8 + 36 = +0,45.\end{aligned}$$

Для кроссов равны

$Б \times Г + 1,9$; $Б \times А - 2,4$; $Г \times Т - 2,4$; $Г \times А + 1,9$ и $Т \times А + 0,45$.

3. Реципрокные эффекты

$$\hat{r}_{ij} = \frac{1}{2}(x_{ij} - x_{ji}),$$

тогда для кросса $Б \times Г$ реципрокные эффекты будут равны:

$$\hat{r}_{БГ} = \frac{1}{2}(8,6 - 23,9) = 7,6.$$

Следовательно, способ расчетов реципрокных эффектов для метода III аналогичен способу метода I.

Метод IV

1. Эффекты общей комбинационной способности

$$\hat{q}_i = \frac{1}{p(p-2)}(px_i - 2X_{..}),$$

тогда для линии Б

$$\hat{q}_Б = \frac{1}{4(4-2)}(4 \cdot 51,1 - 2 \cdot 86,5) = \frac{1}{8}31,4 = +3,92.$$

Эффекты общей комбинационной способности по яичной продуктивности кур равны: для линии Г — 7,3; для линии Т +4,4 и для линии А — 1,0.

2. Эффекты специфической комбинационной способности

$$\hat{S}_{ij} = x_{ij} - \frac{1}{p-2}(x_i + x_j) + \frac{2}{(p-1)(p-2)} X_{..}$$

$$\begin{aligned}\hat{S}_{\text{БГ}} &= 8,6 - \frac{1}{2}(51,1 + 28,7) + \frac{2}{6} 86,5 = \\ &= 8,6 - 39,9 + 28,8 = 2,47;\end{aligned}$$

для кроссов равны:

$$\begin{aligned}\text{Б} \times \text{Т} &+ 1,35; \quad \text{Б} \times \text{А} - 4,45; \quad \text{Г} \times \text{Т} + 1,05; \\ \text{Г} \times \text{А} &- 4,15 \text{ и } \text{А} \times \text{Т} - 2,5\end{aligned}$$

Анализ результатов оценки эффектов общей комбинационной способности свидетельствует о том, что линии, включенные в испытания, существенно отличаются по этому показателю для признака яйценоскости. Более высокой общей комбинационной способностью во всех четырех методах обладала линия Т кур московской породной группы, несколько ниже — линия Б. Линии Г и А имели отрицательный результат по общей комбинационной способности.

Следует отметить, что максимальное значение эффекта общей комбинационной способности имела линия Т при использовании метода III, результаты которого по значению близки к методам I и IV.

При изучении сочетаемости линий наибольший интерес представляет сравнительная оценка их особенностей, которая позволяет делать выводы об эффективности использования линий в скрещиваниях. Для общей комбинационной способности это делают путем сравнения полученных эффектов этого источника разнообразия, методом ранговой оценки.

Более сложным представляется вопрос о сравнении специфической комбинационной способности линии, которая использована в нескольких кроссах со специфической сочетаемостью другой линии, входящей в другие комбинации. Такое сравнение может быть сделано путем вы-

числения оценки вариантов специфической комбинационной способности каждой родительской линии для основных хозяйственно-полезных признаков по формулам:

$$\hat{\sigma}_{s_i}^2 = \frac{1}{p-1} \sum_j \hat{S}_{ij}^2 \quad \text{для методов I и II}$$

$$\hat{\sigma}_{s_i}^2 = \frac{1}{p-2} \sum_j \hat{S}_{ij}^2 \quad \text{для методов III и IV.}$$

Следовательно, последний этап работы по изучению сочетаемости линий — расчет вариантов специфической комбинационной способности. Ниже приведена техника расчетов для четырех методов по признаку яйценоскости кур.

Метод I

Для линии Б

$$\hat{\sigma}_{s_i}^2 = \frac{1}{4-1} [(+2,44)^2 + (+6,66)^2 + (-2,06)^2] = 18,2.$$

Значение вариантов специфической комбинационной способности для линии Г равно 3; для линии Т — 17 и линии А — 4.

Метод II

Для линии Б

$$\hat{\sigma}_{s_i}^2 = \frac{1}{4-1} [(+1,47)^2 + (+7,88)^2 + (+4,75)^2] = 28,9.$$

Варианса специфической комбинационной способности для линии Г составила 1,8; для линии Т — 21,0 и А — 8,3.

Метод III

Для линии Б

$$\hat{\sigma}_{s_i}^2 = \frac{1}{4-2} [(+0,45)^2 + (+1,95)^2 + (-2,4)^2] = 4,9.$$

Значение вариа́нс специфической комбинационной способности для линии Г равно 4,9; для линии Т — 4,9 и линии А — 4,9.

Метод IV

Для линии Б

$$\hat{\sigma}_{s_i}^2 = \frac{1}{4-2} [(-2,47)^2 + (-1,35)^2 + (-4,45)^2] = 13,9.$$

Значение вариа́нс специфической комбинационной способности для линии Г равно 12,2; для линии Т — 4,6 и линии А — 21,6.

Высокие показатели вариа́нс специфической комбинационной способности у линии Т и Б свидетельствуют о том, что все варианты скрещивания, включающие эти линии, имеют высокое выражение изучаемого признака (яйценоскости), а также и отдельные специфические комбинации. В линиях Г и А уровень общей комбинационной способности достигается каждой линией в результате различия вариа́нс специфической комбинационной способности, где этот показатель изменяется от 1,8 до 21,6.

Следовательно, в отдельных комбинациях эти линии могут давать потомство, значительно превосходящее средний уровень (или уступающее ему,) который можно было получить на основании оценки общей комбинационной способности.

Таким образом, расчет вариа́нс специфической комбинационной способности и сравнение результатов, полученных разными методами, позволяет сделать вывод, что одни линии (Т и Б) могут быть использованы в более широком диапазоне — при получении простых гибридов и в трех- и четырехлинейных кроссах. Другие линии (Г и А) лучше использовать в специфических комбинациях, ранее проверенных на сочетаемость. Линии, которые показали плохие результаты как по общей, так и специфической комбинационной способности, использовать в поисковых скрещиваниях для отыскания хорошо сочетающихся форм.

Данные, полученные методами I и II, имели сходную картину между собой. Что касается метода III, где в анализ не включены родительские формы, то данные в этом случае значительно отличаются от данных, полученных другими методами.

Несколько противоречивы результаты, полученные методом IV, где в анализ не включены родительские формы и обратные варианты скрещиваний. Исключение из анализа родительских линий и обратных комбинаций привело к значительному возрастанию дисперсии специфической комбинационной способности по яйценоскости в линиях Г и А. Противоречивость полученных данных в зависимости от выбора метода для анализа комбинационной способности линий свидетельствует о том, что не всякий метод пригоден для этих целей и к выбору его следует подходить с учетом исходного материала и систем скрещивания. Включение в анализ реципрокных гибридов и родительских линий позволяет более полно характеризовать линии и дать заключение об эффективности ее использования в скрещиваниях при получении гибридной птицы.

Общий реципрокный эффект был определен статистически Хандерсоном (1948) как средние различия в продуктивности гибридного потомства и исходных материнской и отцовской линий. Хандерсон представил дисперсию биологически как функцию материнского влияния, а Эйзен и др. (1967) показали, что ■ связи с мужской го-могаметностью дисперсии общего реципрокного эффекта ■ женском потомстве включает аддитивную, сцепленную с полом, и материнскую дисперсию. Материнский эффект по признакам яйценоскости и масса яиц незначителен и в большинстве случаев недостоверен. Поэтому выделять его из общего реципрокного эффекта не имеет смысла.

Приведем методику расчета оценок дисперсий $\sigma_{r_i}^2$ реципрокных комбинаций для методов I и III по признаку яйценоскость кур.

Метод I

$$\hat{\sigma}_{r_i}^2 = \frac{1}{p-1} \sum_j \hat{r}_{ij}^2,$$

тогда для линии Б

$$\hat{\sigma}_{r_i}^2 = \frac{1}{4-1} (7,65^2 + 2,5^2 + 6,05^2) = 33,8.$$

Значение варiances реципрокных комбинаций для линии Г составило 43,7; для линии Т — 24,6 и линии А — 32,9.

Метод III

$$\hat{\sigma}_{r_i}^2 = \frac{1}{p-2} \sum_j \hat{r}_{jj}^2,$$

тогда для линии Б

$$\hat{\sigma}_{r_i}^2 = \frac{1}{4-2} (7,65^2 + 2,5^2 + 6,05^2) = 50,7.$$

Для других линий значение оценок варiances реципрокных комбинаций было следующим: Г — 65,6; Т — 37,0 и А — 49,4.

На основании оценки эффектов реципрокных комбинаций можно заключить, что одни линии (Г) в скрещиваниях лучше использовать в качестве отцовских, другие (Б) — в качестве материнских. Некоторые линии (Т) можно использовать как материнские и отцовские формы, но в определенных комбинациях.

Проанализировав использованные методы оценки комбинационной способности линий при межлинейных внутрипородных диаллельных скрещиваниях кур одинакового направления селекции, можно сделать заключение о том, что выбор метода анализа должен определяться целями и задачами селекции. Для этого предусматривается получение соответствующей информации о линиях, селекционируемых на сочетаемость. Однако для получения более полных данных о комбинационной способности линий желательно включать ■ анализ родительские формы и реципрокные скрещивания. Следует отметить, что при селекции линий по общей комбинационной способности больше всего подходит метод IV. Когда же

предполагается наличие реципрокного эффекта — метод III, который может быть широко использован и при оценке линий по продуктивности гибридов в различных условиях содержания, когда реципрокные эффекты проявляются в большей степени. Что касается метода I, то его использование связано с необходимостью ставить на испытание большое количество гибридных комбинаций (p^2), а это требует значительных затрат труда и средств.

Оценка комбинационной способности линий кур разного направления селекции

Статистические методы анализа результатов диалельных скрещиваний, предложенные Гриффингом и описанные нами в предыдущем разделе, применимы для оценки родительских линий и кроссов кур одинакового направления селекции. В тех случаях, когда в скрещиваниях используют линии, селекционируемые по разным признакам продуктивности, модель Гриффинга для оценки комбинационной способности родительских линий использовать нельзя.

Модификацию методов Гриффинга предложил В. К. Савченко (1966), который применил ее при анализе результатов скрещивания разных по плоидности сортов сахарной свеклы, а в птицеводстве — В. А. Сергеев (1972). Рассмотрим следующие математические методы определения общей и специфической комбинационной способности, когда в испытания включены:

- 1) гибриды от прямых и обратных скрещиваний линий;
- 2) только прямые скрещивания. Этот метод может быть использован также в тех случаях, когда каждая комбинация представлена смесью прямых и обратных гибридов.

Каждый метод имеет дифференцированную форму анализа.

Первый шаг статистического анализа комбинационной способности — установление генетических различий между испытываемыми гибридами с выделением доли влияния генотипов на разнообразие продуктивного признака несушек.

Доли влияния определяют дисперсионным методом, используя неравномерный иерархический комплекс. При

существенности генотипических различий приступают к анализу комбинационной способности линий по приведенной схеме (табл. 30).

ТАБЛИЦА 30

Анализ вариантов комбинационной способности для методов I и II

Разнообразие	Суммы квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты
Общая комбинационная способность	S_q	$(p+p_1) - 2$	M_q
Специфическая комбинационная способность	S_s	$(p-1)(p_1-1)$	M_s
Реципрокные эффекты	S_r	$(p-1)(p_1-1)$	M_r
Ошибка (неучтенные факторы)	S_e	m	M'_e

Для метода I $M'_e = M_e/2bc$ и для метода II $M'_e = M_e/bc$.

Экспериментальный метод I

В результате скрещиваний двух линий кур московской породной группы Б и Г и трех линий кур породы белый леггорн (условно обозначены 4; 5 и 6) было получено 6 комбинаций прямых и 6 обратных гибридов. Гибридные несушки каждого сочетания получены от 2 петухов и 4 групп кур-сестер общей численностью 30 голов. Условия содержания молодняка и взрослых кур были одинаковы для всех групп. От каждого петуха на испытание поставили в среднем по 30 дочерей. Яичную продуктивность (табл. 31) их определяли на основании индивидуального учета за 500 дней жизни. Проследим ход анализа комбинационной способности линий по одному признаку — яйценоскости.

Во всех расчетах для облегчения работы с квадратами средняя яйценоскость кур уменьшена на 200.

Вначале определяем существенность генотипических различий.

Дисперсионный анализ (табл. 32) показал на достоверность генотипических различий яйценоскости гибридных кур между группами, что позволяет перейти к вычислению оценок факториальных вариантов и показателей силы влияния.

Средняя яйценоскость (шт.) гибридных кур по вариантам скрещиваний

ТАБЛИЦА 31

Линии ♂	Прямые скрещивания (линии ♀)				Линии ♀	Обратные скрещивания (линии ♂)			
	4	5	6	Σx_{ij}		4	5	■	Σx_{ij}
Б	238,4	250,5	231,6	720,5	Б	229,5	243,6	235,1	708,2
Г	228,4	239,6	243,2	711,2	Г	225,3	238,6	237,0	700,9
$\Sigma x_{.j}$	466,8	490,1	474,8	1431,7	$\Sigma x_{.j}$	454,8	482,2	472,1	1409,1

Результаты дисперсионного анализа яйценоскости гибридных кур

ТАБЛИЦА 32

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$P=0,05$	0,01	0,001
Между линиями (C_A)	8 725,2	4	2181,3	4,7	2,4	3,4	4,8
Внутри линий по производителям (C_B)	8 720,8	19	459,0	3,5	1,6	1,9	2,4
Взаимодействие генотип — среда (C_x)	17 446,0	23	758,5	5,8	1,5	1,8	2,2
Неучтенные факторы (C_e)	42 522,4	326	130,4	—	—	—	—
Общая изменчивость (C_v)	59 968,4	348	—	—	—	—	—

Находим факториальные варианты:

$$\sigma_A^2 = \frac{S_1^2 - S_2^2}{(mn)_0} = \frac{2181,3 - 459,0}{28,9} = 59,6;$$

$$\sigma_B^2 = \frac{S_2^2 - S_e^2}{n_0} = \frac{459,0 - 130,4}{5,2} = 63,2;$$

$$\begin{aligned} \sigma_y^2 &= \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_e^2 = \\ &= 59,6 + 63,2 + 130,4 = 253,2. \end{aligned}$$

Показатель силы влияния

$$r_{\omega}^A = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_y^2} = \frac{59,6}{253,2} = 0,235 \text{ (по линиям).}$$

По производителям

$$r_{\omega}^B = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_y^2} = \frac{63,2}{253,2} = 0,250.$$

Взаимодействие генотип — среда

$$r_{\omega}^x = r_{\omega}^A + r_{\omega}^B = 0,235 + 0,250 = 0,485.$$

Неучтенные факторы (условия внешней среды)

$$r_{\omega}^e = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_y^2} = \frac{130,4}{253,2} = 0,515.$$

Общее влияние факторов

$$r_{\omega}^A + r_{\omega}^B + r_{\omega}^e = 0,235 + 0,250 + 0,515 = 1.$$

Расчет коэффициентов внутриклассовой корреляции показал, что доля изменчивости, обусловленная генотипическим влиянием, выраженная в процентах к общему разнообразию, составляет 48,5% и неучтенных в эксперименте факторов — 51,5%. При этом установлено, что комбинационная ценность линий в значительной степени определяется племенной ценностью используемых в скрещиваниях производителей. Следовательно, имеются большие резервы для внутрилинейной селекции в направлении повышения общей комбинационной способности линий по яичной продуктивности.

Следующий этап работы — анализ комбинационной способности линий.

Рассчитывают суммы квадратов отклонений, обусловленные влиянием:

1. Общей комбинационной способности

$$S_q = \frac{1}{2p_1} \sum_i (x_{i.} + x_{.i})^2 + \frac{1}{2p} \sum_j (x_{.j} + x_{j.})^2 - \frac{1}{pp_1} X_{..}^2 = \frac{1}{2 \cdot 3} (120,5 + 108,2)^2 + (111,2 +$$

$$\begin{aligned}
& + 100,9)^2 + \frac{1}{2 \cdot 2} (66,8 + 54,8)^2 + (90,1 + \\
& + 82,2)^2 + (74,8 + 72,1)^2 - \frac{1}{2 \cdot 3} 440,8^2 = \\
& = 16\,215,0 + 16\,512,4 - 32\,384,1 = 343,3.
\end{aligned}$$

2. Специфической комбинационной способности

$$\begin{aligned}
S_s &= \frac{1}{2} \sum_i \sum_j (x_{ij} + x_{ji})^2 - \frac{1}{2p_1} \sum_i (x_{i.} + x_{.i})^2 - \\
& - \frac{1}{2p} \sum_j (x_{.j} + x_{j.})^2 + \frac{1}{2pp_1} X^2 = \frac{1}{2} (38,4 + \\
& + 29,5)^2 + (50,5 + 43,6)^2 + (31,6 + 35,1)^2 + \\
& + (28,4 + 25,3)^2 + (39,6 + 38,6)^2 + (43,2 + \\
& + 37,0)^2 - \frac{1}{2 \cdot 3} (120,5 + 108,2)^2 + (111,2 + \\
& + 100,9)^2 - \frac{1}{2 \cdot 2} (66,8 + 54,8)^2 + (90,1 + \\
& + 82,2)^2 + (74,8 + 72,1)^2 + \frac{1}{2 \cdot 2 \cdot 3} 440,8^2 = \\
& = \frac{1}{2} 33\,345,0 - 16\,215,0 - 16\,512,4 + \\
& + 16\,192,1 = 137,2.
\end{aligned}$$

3. Реципрокных эффектов

$$\begin{aligned}
S_r &= \frac{1}{2} \sum_{ij} (x_{ij} - x_{ji})^2 = \frac{1}{2} (38,4 - 29,5)^2 + \\
& + (50,5 - 43,6)^2 + (31,6 - 35,1)^2 + (28,4 - \\
& - 25,3)^2 + (39,6 - 38,6)^2 + (43,2 - 37,0)^2 = \\
& = 94,1.
\end{aligned}$$

Результаты вычислений сведены в таблицу 33, в которой число степеней свободы для неучтенных факторов перенесено из таблицы 32. Поскольку средний квадрат ошибки в таблице 32 показывает эффект неорганизованных в эксперименте факторов, связанных с $ijkl$ -м индивидуальным наблюдением, а здесь имеем дело со

средними значениями из 2 *bc* наблюдений, то возникает необходимость привести средний квадрат ошибки к новому уравнению в соответствии с методикой, где $M_e^1 = M_e/2bc$ или $M_e^1 = 130,4 : (2 \cdot 4 \cdot 2) = 8,15$.

ТАБЛИЦА 33

Анализ вариаис комбинационной способности

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{расч}$	$F_{табл}$		
					$p=0,05$	$0,01$	$0,001$
Общая комбинационная способность	343,3	3	114,3	14,0	2,6	3,8	4,6
Специфическая комбинационная способность	137,2	2	68,6	8,4	3,0	4,7	7,1
Реципрокные эффекты	94,1	2	47,0	5,8	3,0	4,7	7,1
Ошибка (неучтенные факторы)	—	326	8,15	—			

Полученные данные указывают на высокодостоверное влияние вариаис общей и специфической комбинационной способности и реципрокных эффектов.

Следующий шаг анализа — определение эффектов.

1. Эффект общей комбинационной способности для линий Б и Г равен

$$\hat{q}_i = \frac{1}{2p_1} = (x_{i.} + x_{.i}) - \frac{1}{2pp_1} X_{..}$$

тогда

$$\hat{q}_B = \frac{1}{2 \cdot 3} (120,5 + 108,2) - \frac{1}{2 \cdot 2 \cdot 3} \cdot 440,8 = +1,39;$$

$$\hat{q}_Г = \frac{1}{2 \cdot 3} (111,2 + 100,9) - \frac{1}{12} \cdot 440,8 = -1,38;$$

для линий 4, 5 и 6

$$\hat{q}_j = \frac{1}{2p} (x_{j.} + x_{.j}) - \frac{1}{2pp_1} X_{..},$$

тогда

$$\hat{q}_4 = \frac{1}{2 \cdot 2} (66,8 + 54,8) - \frac{1}{12} \cdot 440,8 = -6,33;$$

$$\hat{q}_5 = \frac{1}{4} (90,1 + 82,2) - \frac{1}{12} 440,8 = +6,33;$$

$$\hat{q}_6 = \frac{1}{4} (74,8 + 72,1) - \frac{1}{12} 440,8 = 0,00.$$

2. Эффект специфической комбинационной способности

$$\hat{S}_{ij} = \frac{1}{2} (x_{ij} + x_{ji}) - \frac{1}{(p + p_1)} (x_{i.} + x_{.i} + x_{j.} + x_{.j}) + \frac{1}{2pp_1} X_{..},$$

тогда для кросса с участием линий Б и 4

$$\hat{S}_{Б4} = \frac{1}{2} (38,4 + 29,5) - \frac{1}{5} (120,5 + 108,2 + 90,1 + 82,2) + \frac{1}{12} 440,8 = +0,62.$$

Результаты вычисления сведены в таблицу 34.

ТАБЛИЦА 34

Оценка эффектов (\hat{S}_{ij} и варiances ($\hat{\sigma}_{Si}^2$; $\hat{\sigma}_{Sj}^2$) специфической комбинационной способности линий для яйценоскости кур

Линии	4	5	■	$\sum \hat{S}_{ij}^2$	$\hat{\sigma}_{Si}^2$
Б	+0,62	+3,58	-5,04	38,6	19,3
Г	-3,2	-1,05	+5,03	36,39	18,19
$\sum_i \hat{S}_{ij}^2$	10,4	13,9	50,7	—	—
$\hat{\sigma}_{Sj}^2$	10,4	13,9	50,7	—	—

3. Реципрокные эффекты

$$\hat{r}_{ij} = \frac{1}{2} (x_{ij} - x_{ji}),$$

тогда для кросса Б×4.

$$\hat{r}_{Б4} = \frac{1}{2} (38,4 - 29,5) = +4,45.$$

Оценки констант других сочетаний составляют: $B \times 5 + 3,45$; $B \times 6 - 1,75$; $\Gamma \times 4 + 1,55$; $\Gamma \times 5 + 0,5$ и $\Gamma \times 6 + 3,1$.

Сравнение вариантов реципрокных генотипических эффектов —

$$\hat{\sigma}_{r_i}^2 = \frac{1}{p_1 - 1} \sum_j \hat{r}_{ij}^2,$$

тогда для линии Б

$$\hat{\sigma}_{r_B}^2 = \frac{1}{3 - 1} 4,45^2 + 3,45^2 + (-1,75)^2 = 17,4.$$

Значение дисперсии других линий:

$\Gamma - 6,1$; 4 — 22,2; 5 — 12,1 и 6 — 12,7.

Экспериментальный метод II

В исследования включены только прямые скрещивания двух линий кур московской группы Б и Г и трех линий кур породы белый леггорн — 4, 5 и 6.

Проследим ход анализа комбинационной способности по яичной продуктивности гибридных кур. Вначале определяем достоверность генотипических различий (табл. 35).

ТАБЛИЦА 35

Результаты дисперсионного анализа яйценоскости гибридных кур

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерии достоверности			
				$F_{расч.}$	$F_{табл.}$		
					$p=0,05$	0,01	0,001
Между линиями (C_A)	5 803,0	4	1450,7	3,3	2,4	3,4	4,9
Внутри линий по производителям (C_B)	3 120,2	7	445,7	3,0	2,1	2,8	3,8
Взаимодействие генотип — среда (C_x)	8 923,2	11	811,2	5,4	1,8	2,4	3,1
Неучтенные факторы (C_e)	22 622,9	151	149,8	—	—	—	—
Общая изменчивость (C_v)	31 546,1	162	—	—	—	—	—

Данные позволяют отвергнуть нулевую гипотезу и приступить к вычислению факториальных дисперсий и показателей силы влияния.

Факториальные варианты:

$$\sigma^2_A = \frac{1450,7 - 445,7}{26,9} = 37,4;$$

$$\sigma^2_B = \frac{445,7 - 149,8}{4,5} = 65,6;$$

$$\sigma^2_y = 37,4 + 65,6 + 149,8 = 252,8.$$

Показатель силы влияния

$$r^A_{\omega} = \frac{37,4}{252,8} = 0,148 \text{ (по линиям),}$$

по производителям

$$r^B_{\omega} = \frac{65,6}{252,8} = 0,260.$$

Взаимодействие генотип — среда

$$r^x_{\omega} = 0,260 + 0,148 = 0,408.$$

Неучтенные факторы

$$r^e_{\omega} = \frac{149,8}{252,8} = 0,592.$$

Общее влияние факторов $0,148 + 0,260 + 0,592 = 1$.

Определение суммы квадратов отклонений, обусловленные влиянием:

1. Общей комбинационной способности

$$\begin{aligned} S_q &= \frac{1}{p_1} \sum_i x_i^2 + \frac{1}{p} \sum_j x_j^2 - \frac{2}{pp} X_{..}^2 = \frac{1}{3} (120,5^2 + \\ &+ 111,2^2) + \frac{1}{2} (66,8^2 + 90,1^2 + 74,8^2) - \\ &- \frac{2 \cdot (231,7)^2}{2 \cdot 3} = \frac{1}{3} \cdot 26\,885,7 + \frac{1}{2} \cdot 18\,175,2 - \\ &- 17\,895,0 = 154,5. \end{aligned}$$

2. Специфической комбинационной способности

$$S_s = \sum_i \sum_j x_{ij}^2 - \frac{1}{p_1} \sum_i x_i^2 - \frac{1}{p} \sum_j x_j^2 + \frac{1}{pp_1} X_{..}^2 =$$

$$= (38,4^2 + 50,5^2 + 31,6^2 + 28,4^2 + 39,6^2 + 43,2^2) - \\ - \frac{1}{3} (120,5^2 + 111,2^2) - \frac{1}{2} (66,8^2 + 90,1^2 + \\ + 74,8^2) + \frac{231,7^2}{2 \cdot 3} = 162,5.$$

Результаты вычислений сведены в таблицу 36.

ТАБЛИЦА 36

Анализ вариаис комбинационной способности

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Критерий достоверности			
				$F_{\text{расч.}}$	$F_{\text{табл.}}$		
					$P=0,05$	$0,01$	$0,001$
Общая комбинационная способность	154,5	3	51,3	2,7	2,7	3,9	5,7
Специфическая комбинационная способность	162,5	2	81,3	4,3	3,1	4,7	7,3
Ошибка (неучтенные факторы)	—	156	18,7	—	—	—	—

В этом анализе $M_e^1 = M_e/bc$, где M_e — средний квадрат ошибки неучтенных в эксперименте факторов, b — число петухов (2), от которых получены гибридные несушки каждого сочетания, c — число групп кур-сестер (4), спаренных с петухами, тогда $M_e^1 = 149,8 : (2 \cdot 4) = 18,7$.

Определение эффектов.

1. Эффект общей комбинационной способности для линий Б и Г равен

$$\hat{q}_i = \frac{1}{p_1} x_i - \frac{1}{pp_1} X_{...},$$

тогда

$$\hat{q}_B = \frac{1}{3} \cdot 120,5 - \frac{1}{2 \cdot 3} \cdot 231,7 = +1,55 \text{ и } \hat{q}_G = \frac{1}{3} \cdot 111,2 - \\ - \frac{1}{6} \cdot 231,7 = -1,55;$$

для линий 4, 5 и 6

$$\hat{q}_j = \frac{1}{p} x_j - \frac{1}{pp_1} X_{...},$$

тогда

$$\hat{q}_4 = -\frac{1}{2}66,8 - \frac{1}{6}231,7 = -5,22; \hat{q}_5 = -\frac{1}{2}90,1 - \\ -\frac{1}{6}231,7 = +6,43 \text{ и } \hat{q}_6 = -\frac{1}{2}74,8 - \frac{1}{6}231,7 = -1,22$$

2. Эффекты специфической комбинационной способности

$$\hat{S}_{ij} = x_{ij} - \frac{2}{p+p_1}(x_i + x_j) + \frac{1}{pp_1}x_{...},$$

тогда для кросса Б×4

$$\hat{S}_{B4} = 38,4 - \frac{2}{2+3}(120,5 + 66,8) + \frac{1}{2 \cdot 3}231,7 = 38,4 - \\ - 74,9 + 38,6 = +2,1.$$

Таким же образом рассчитывают эффекты специфической комбинационной способности других кроссов: Б×5 + 4,88; Б×6 - 7,9; Г×4 - 4,18; Г×5 - 2,3 и Г×6 + 7,12.

3. Оценка эффектов (\hat{S}_{ij}) и дисперсий ($\hat{\sigma}_{s_i}^2$; $\hat{\sigma}_{s_j}^2$) специфической комбинационной способности линий для яйценоскости.

$$\sum_i \hat{S}_{B_i}^2 = 2,1^2 + 4,88^2 + (-7,9^2) = 90,63, \text{ тогда } \hat{\sigma}_{s_B}^2 = 45,3;$$

$$\sum_i \hat{S}_{G_i}^2 = (-4,18^2) + (-2,3^2) + 7,12^2 = 78,7; \hat{\sigma}_{s_G}^2 = 39,4;$$

$$\sum_i \hat{S}_4^2 = 2,1^2 + (-4,18^2) = 21,9; \hat{\sigma}_{s_4}^2 = 21,9;$$

$$\sum_i \hat{S}_5^2 = 4,88^2 + (-2,3^2) = 29,1; \hat{\sigma}_{s_5}^2 = 29,1;$$

$$\sum_i \hat{S}_6^2 = (-7,9^2) + 7,12^2 = 113,1; \hat{\sigma}_{s_6}^2 = 113,1.$$

Анализ дисперсий сочетаемости линий кур разных пород показал достоверное влияние реципрокных эффектов,

общей и специфической комбинационной способности по яйценоскости, гибридных несушек за 500 дней жизни. При этом следует отметить, что результаты, полученные в экспериментальных методах I и II, по значению близки друг к другу. Лучшие результаты по общей комбинационной способности имели линии Б и Г. Они могут быть использованы в качестве исходных в простых и сложных кроссах при получении высокопродуктивных гибридных несушек. Высокая варiances реципрокных эффектов указывает на ценность линий при использовании их в скрещиваниях в качестве отцовских или материнских форм и относительно низкую эффективность в обратных кроссах.

Подводя итоги анализа линий кур по комбинационной способности в системе диаллельных скрещиваний, следует отметить, что метод диаллельных скрещиваний позволяет определить ценность линий в сочетаниях, их способность давать в определенных комбинациях гибридное потомство с высоким эффектом гетерозиса и установить генетическую обусловленность гетерозиса по селекционируемым признакам.

ОЦЕНКА ОБЩЕЙ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ ЛИНИЙ КУР МЕТОДОМ ТОПКРОССА

Метод топкросса впервые был изучен Дженкинсом и Брансоном (1932) на кукурузе, когда диаллельные скрещивания линий были заменены кроссами — линия X сорт и на основании продуктивности таких гибридов линии, показавшие хорошие результаты, использовали в селекционной программе в системе диаллельных скрещиваний.

Использование топкроссов для предварительного испытания линий по комбинационной способности привело к упрощению метода селекции на гетерозис. Однако вопрос о перспективности использования в животноводстве топкроссов (скрещивание сильно инбридированных производителей с неродственными им неинбридными курами) из-за противоречивости имеющихся данных окончательно не решен. Линии, показавшие низкую комбинационную способность в топкроссах, как правило, дают плохие результаты и в диаллельных скрещиваниях.

Проведенными опытами (Грин, 1948; Х. Ф. Кушнер, 1958, и др.) было доказано, что комбинационная спо-

способность исходного материала, используемого в топкроссах, зависит не только от генотипа линии, но и от генотипа анализатора. При этом коэффициенты регрессии для разных селекционируемых признаков различны. Чаще всего высокие коэффициенты регрессии получают для живой массы, выводимости, качества яиц, интенсивности яйцекладки, то есть для признаков с высоким показателем общей комбинационной способности.

Признаки, для которых большее значение имеют специфическая комбинационная способность (сохранность взрослой птицы, возраст при снесении первого яйца и др.), показатели инбредных линий, не могут быть использованы.

Н. В. Турбин (1961) и другие исследователи, отмечают, что индивидуальность линий, отмечаемая в топкроссах, проявляется на очень ранних стадиях инбридинга, сохраняясь в последующих поколениях, и что между комбинационной способностью и степенью инбридинга связи нет.

Это имеет существенное значение для оценки линий по общей комбинационной способности на ранних этапах применения инбридинга.

Пример. Петухов линий московской породной группы Б, Т, А и Г с коэффициентом инбридинга 32—47% испытывали на общую комбинационную способность методом топкросса при скрещивании их с курами двух пород — русской белой и белый леггорн, которые служили в качестве тестеров. В результате скрещиваний было получено 8 вариантов гибридов, испытывали их в равных условиях в среднем по 30 голов из группы.

Для сравнения продуктивности родительских форм и топкроссного потомства рассчитывали коэффициенты регрессий.

Результаты испытаний топкроссной птицы приведены в таблице 37.

Как и в диаллельных скрещиваниях, первый шаг математического анализа полученных результатов — установление генетических различий между испытываемыми топкроссными комбинациями (табл. 38).

Анализ генетического разнообразия топкроссных комбинаций показывает, что разнообразие, обусловленное влиянием отцовских линий на яйценоскость гибридного потомства, было высокодостоверным. Это различие — показатель общей комбинационной способности, и отражает оно средние значения генетических вариантов линий,

ТАБЛИЦА 37

Показатели продуктивности потомства ■ топкроссных комбинациях

Материнские породы (тестеры)	Отцовские линии				В среднем по тестеру
	А	Б	Г	Т	

Яйценоскость (шт.)

Русские белые	221,4	229,0	227,6	237,7	228,9
Белый леггорн	226,0	238,6	225,4	249,1	234,8
В среднем	223,7	233,8	226,5	243,4	231,8

Масса яиц (г)

Русские белые	56,1	57,2	57,0	56,5	56,7
Белый леггорн	57,4	57,2	56,8	57,5	57,2
В среднем	56,7	57,2	56,9	57,0	56,9

Сохранение кур (%)

Русские белые	83,5	87,2	86,0	89,0	86,4
Белый леггорн	79,7	86,6	88,1	87,3	85,4
В среднем	81,6	86,9	87,0	88,1	85,9

ТАБЛИЦА 38

Результаты дисперсионного анализа продуктивности кур в топкроссных скрещиваниях

Разнообразие	Суммы квадратов		Число степеней свободы	Средние квадраты		F _{расч}	
	1*	2**		1	2	1	2
Материнские породы (тестеры)	524,9	26,3	1	524,9	26,3	1,5	1,5
Отцовские линии	2 344,1	11,1	2	1172,1	5,6	3,4	0,3
Взаимодействие тестер—линия	2 869 0	37,4	3	956,3	12,5	2,8	0,7
Неучтенные факторы	74 735,9	3870,0	220	339,7	17,6	—	—
Общая изменчивость	77 604,9	3907,4	223	—	—	—	—

* Яйценоскость.
** Масса яиц.

используемых ■ качестве отцовских в топкроссных комбинациях.

Достоверное взаимодействие тестер — линия по признаку яйценоскости — форма специфической комбинационной способности и содержит неаддитивное генетическое разнообразие. Наличие такого взаимодействия огра-

ничивает возможность предсказания продуктивности гибридного потомства в системе топкроссных скрещиваний, по продуктивности отдельных инбредных линий. В то же время высокие варианты общей комбинационной способности при низких вариансах специфической значительно повышают возможность предсказания этого признака у топкроссного потомства.

По массе яиц существенных различий между потомством топкроссных сочетаний в нашем примере не выявлено.

Следует указать, что влияние материнских пород-тестеров в целом было значительно меньше, чем отдельно отцовских линий. Относительно большее разнообразие по яичной продуктивности между потомством разных линий в топкроссных комбинациях может быть важным источником генетической изменчивости, которая обусловлена в основном взаимодействием аддитивных генов. Это можно объяснить тем, что материнские породы — материал с большим генетическим разнообразием и более низкой интенсивностью селекции по сравнению с инбредными отцовскими линиями.

Дополнительным критерием для предсказания продуктивности топкроссного потомства по показателям инбредных линий может служить коэффициент регрессии (табл. 39).

ТАБЛИЦА 39

Коэффициенты регрессии показателей продуктивности кур инбредных линий и их топкроссного потомства

Признаки	Коэффициенты регрессии	$F_{расч}$	Достоверность на уровне
Яйценоскость за 500 дней жизни	$0,514 \pm 0,084$	3,6	0,01
Масса яиц ■ 12 месяцев	$0,365 \pm 0,170$	2,7	0,05
Сохранение кур за период испытания	$0,431 \pm 0,203$	2,9	0,05

Расчеты коэффициентов регрессий между показателями продуктивности и жизнеспособности инбредных линий и их топкроссного потомства позволили установить, что значение регрессий для разных признаков неодинаково.

В данном примере регрессия достоверна по всем трем изучаемым признакам, что свидетельствует о возможности предсказания яйценоскости, массы яиц и сохранения кур у топкроссного потомства по показателям инбредной родительской линии. В других исследованиях результаты по оплодотворенности яиц при топкроссинге были не хуже, чем при аутбридинге, у леггорнов, но по выводимости они оказались несколько ниже, чем при аутбридинге у леггорнов, но лучше у русских белых кур. Яйценоскость топкроссных кур была за год на 11—25% выше, а масса яиц на 4—12%.

Не следует, конечно, полагать, что каждый инбредный производитель, какова бы ни была его продуктивность, будет давать хорошее потомство при топкроссах лишь потому, что он инбредный.

Эффективность при топкроссах может быть гарантирована только в тех случаях, когда используют тщательно отобранных производителей, выведенных по определенным схемам родственного спаривания, в которых предусматривается одновременная селекция в направлении повышения основных хозяйственно-полезных признаков.

Метод топкросса можно использовать в селекционной работе для предварительной оценки комбинационной способности линий кур в отношении признаков с высокой общей комбинационной способностью и большим показателем коэффициента регрессии с целью отбора или исключения генотипов на раннем этапе работы.

Особенно это относится к методу диаллельных скрещиваний, когда на основании оценки комбинационной способности линий птицы можно определить коэффициенты наследуемости в широком (h^2) и в узком (c^2h^2) смысле путем выделения вариации общей комбинационной способности, зависящей от аддитивного эффекта генов, и вариации специфической комбинационной способности, обусловленной неаддитивным (доминантным и эпистатическим) действием генов.

ГЕН
ОПРЕДЕЛЕН

СПОСОБЫ ОПР

В основе повыш
жит отбор, с помо
структуру стада, у
нии среднее значен
де. При этом опр
птиц не использую
стада. Часть высс
жит основой для
В настоящее врем
или индивидуальн
цей является один
селекционный кри
уровень продуктив
ти. Этот метод сел
чальных стадиях р
разведения — род
отборе по семьям
чается в том, что
дельных особей, к
группы, превосход
другие группы то
Все семьи, имеющие
из дальнейшей
бора наиболее э
производителей э
Кроме этого, у
лу признаков, уч
ведут по одному
ной, или тандем
проводится по оч

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛЕМЕННОЙ ЦЕННОСТИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛЕМЕННОЙ ЦЕННОСТИ

В основе повышения продуктивных качеств птицы лежит отбор, с помощью которого изменяют генетическую структуру стада, улучшают в фенотипическом выражении среднее значение селекционируемых признаков в стаде. При этом определенную часть низкопродуктивных птиц не используют для разведения, и она выбывает из стада. Часть высокопродуктивных птиц, наоборот, служит основой для прогресса следующего поколения.

В настоящее время в птицеводстве применяют *массовый* или *индивидуальный* отбор, когда селекционной единицей является один объект разведения. При этом главный селекционный критерий для отбора особей на племя — уровень продуктивности каждого генотипа в отдельности. Этот метод селекции применяют, как правило, на начальных стадиях работы при закладке линий. Если объект разведения — родственная группа особей, речь идет об отборе *по семьям*. Сущность семейной селекции заключается в том, что для племенных целей отбирают не отдельных особей, как при индивидуальном отборе, а целые группы, превосходящие по селекционируемым признакам другие группы той же линии или в среднем всю линию. Все семьи, имеющие показатели ниже необходимого уровня, из дальнейшего разведения исключают. Этот метод отбора наиболее эффективен и применяется при оценке производителей по качеству потомства.

Кроме этого, методы отбора классифицируют по числу признаков, учитываемых при отборе. Если селекцию ведут по одному признаку, то говорят о *последовательной*, или *тандемной*, селекции. Имеется в виду, что отбор проводится по очереди на каждый продуктивный признак.

12. Схема отбора по незави-
мым уровням для призна-
ков с нормальным двухмерным
распределением и отрицатель-
ной корреляцией.

[illegible]

74

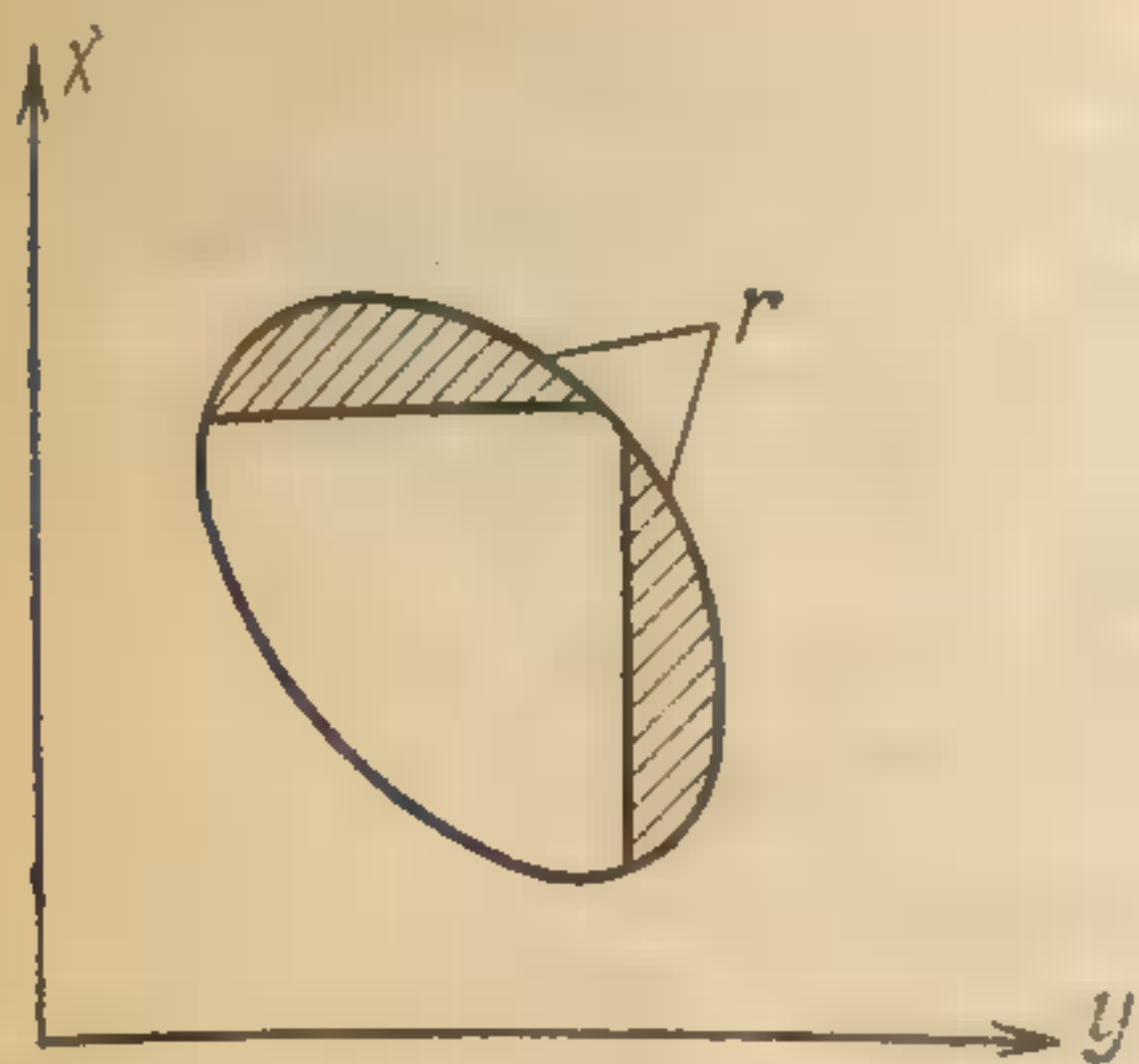


Рис. 12. Схема отбора по независимым уровням для признаков с нормальным двухмерным распределением и отрицательной корреляцией.

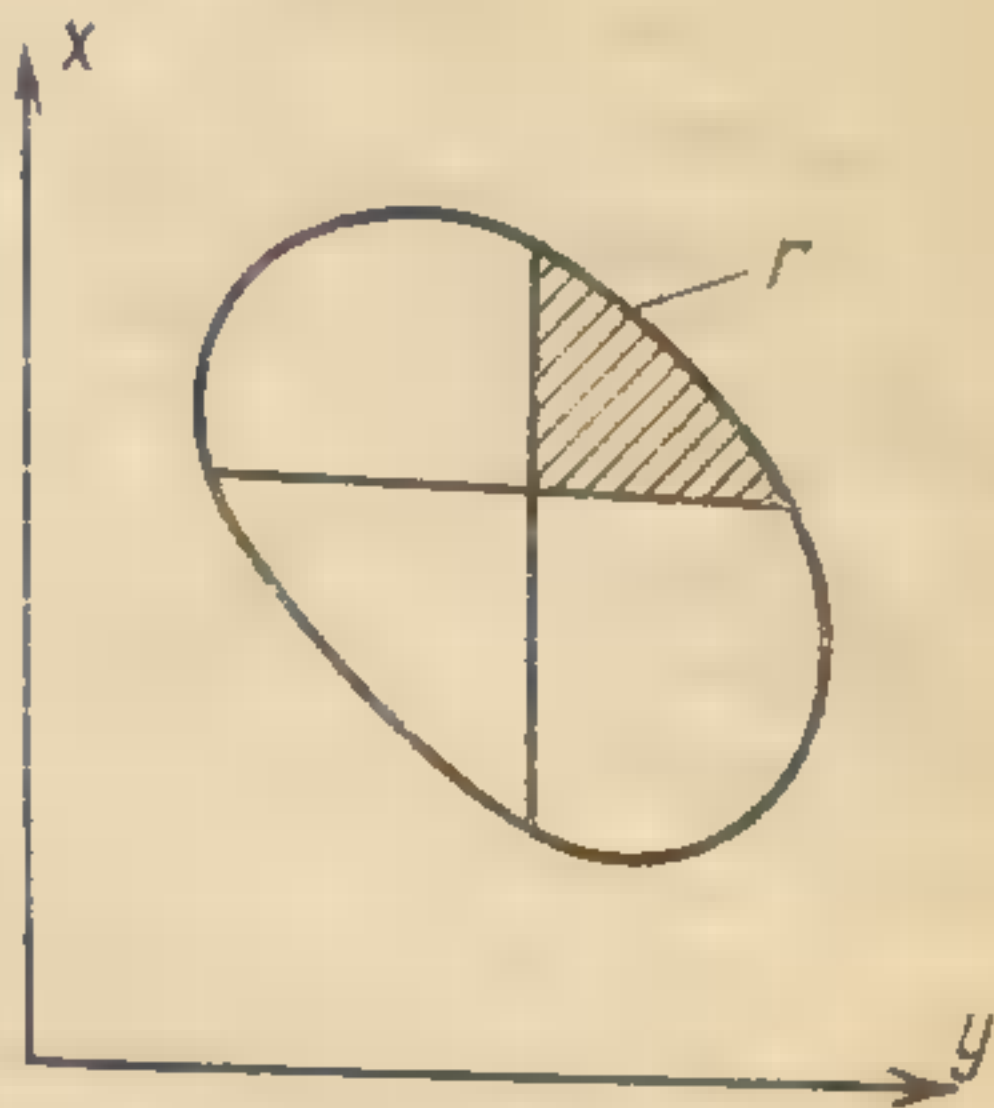


Рис. 13. Схема отбора по независимым уровням при объединении двух простых критериев для признаков x, y с отрицательной корреляцией.

пределении пары признаков. Для описания этой пары признаков вводится понятие двухмерной случайной переменной (x, y) с двухмерным распределением. Функция распределения такой случайной переменной (x, y) выражается через вероятность того, что $x < x_0$ и $y < y_0$ одновременно. При этом коэффициент корреляции измеряет степень взаимосвязи между компонентами x и y пары (x, y) , а его значения находятся в зависимости от нормальности распределения этих компонентов.

Предположим, что желательная яйценоскость кур за 500 дней жизни (x) находится на уровне 250 яиц и масса яиц (y) — 58 г. Возможен случай (рис. 12), что выбраковывают всех особей, для которых $x < x_0 (=250)$ или $y < y_0 (=58)$. Этот случай соответствует так называемому отбору по независимым уровням, когда для разведения используют особей, для которых как $x \geq x_0$, так и $y \geq y_0$. В другом (рис. 13) варианте из разведения исключают таких индивидуумов, для которых $x < x_0$ и $y < y_0$.

Для племенных целей отбирают только тех особей, для которых $x \geq x_0$ или $y \geq y_0$. Это тоже отбор по независимым уровням.

Таким образом, в первом случае для селекции отбирают особей, у которых оба признака превышают желательный уровень, тогда как во втором случае выбраковывают индивидуумов, имеющих оба признака меньше граничных значений.

Следовательно, общее правило при селекции с использованием метода независимых уровней — установление определенных требований для каждого признака и всех особей, отклоняющихся от этих требований, — исключают из программы селекции независимо от уровня других признаков.

Селекция по нескольким признакам затруднена тем, что основные хозяйственно-полезные признаки полигенные, имеют невысокую степень наследуемости и довольно часто между ними существует отрицательная взаимосвязь. Значение механизма наследственности и особенно представление об изменении генотипического строения популяции под влиянием условий внешней среды способствуют развитию различных методов селекции и их эффективному использованию в практике племенного дела.

Один из таких методов — отбор с помощью *селекционного индекса*. Он предполагает оценку особи по комплексу признаков, содержащему информацию о степени наследуемости, генетических и фенотипических корреляциях между признаками, а также их экономической значимости (стоимости).

Сущность селекционных индексов заключается в приведении каждой особи к общей искусственной величине, представляющей собой сумму произведений величин генотипов особей, которые определяют селекционные признаки и коэффициенты экономического значения этих признаков. Применение селекционных индексов позволяет отобрать особей не с лучшим развитием каждого признака в отдельности, а с таким их соотношением, когда недостаточное развитие одного компенсируется преимуществом другого, в результате чего общий экономический эффект племенной работы будет выше. При этом прогресс по одним признакам может сдерживаться, а по другим, отрицательно с ними связанным, усиливаться, что приводит к созданию такого соотношения генов, которое обеспечивает лучшую комбинацию признаков. Таким образом, создаются генотипы, сочетающие в себе важные признаки в наиболее эффективной комбинации.

При построении селекционных индексов признаки с различной экономической и селекционной значимостью (яйценоскость, масса яиц, живая масса) приводят к одному какому-то сопоставимому виду путем вычисления весовых коэффициентов, в качестве которых использу-

ют частные коэффициенты регрессий. Тогда оценку общей племенной ценности получают умножением весовых коэффициентов на отклонение от средней и суммированием полученных результатов.

$$I = R_1(x_1) + R_2(x_2) + \dots + R_n(x_n),$$

где R — коэффициент веса; x — селекционируемый признак.

Одна из наиболее трудных задач — определение экономического веса признака, так как при этом необходимо знать, как изменяется общая продуктивная ценность особи при улучшении данного признака на стандартную единицу. Поэтому экономический вес признака непостоянен и зависит от отношения цена — издержки. Хотя на практике невозможно учесть всех изменений и соотношений цена — издержки, но оценка направленных изменений и их учет — существенные предпосылки для планирования эффективности племенной работы.

Если признаки не коррелируют или коррелируют слабо, то вычисление весовых коэффициентов значительно упрощается, так как они в этом случае представляют собой лишь произведение наследуемости и экономического веса каждого признака ($h^2\omega$), а селекционный индекс вычисляют по формуле:

$$I = h_1^2\omega_1(x_1) + h_2^2\omega_2(x_2) + \dots + h_n^2\omega_n(x_n).$$

При вычислении селекционного индекса по данной формуле стараются не включать признаки с очень низкой наследуемостью или малым экономическим значением, так как они мало изменяют конечный результат.

В заключение следует отметить, что эффективность селекционных индексов в большой степени зависит от точности оценки генетических параметров и экономических весов. При получении объективных сведений по этой информации теоретические прогнозы на основе селекционных индексов могут дать значительный эффект селекции.

Метод селекции по индексам лучше всего применять при поддержании и совершенствовании линий, так как в основе его лежит качество потомства оцениваемых производителей.

Методы отбора классифицируют по источникам селекционной информации. Если информацию для оценки племенной ценности особей получают от самих объектов

разведения, то отбор называют селекцией по собственной продуктивности. Когда же информацию получают от родственников, то говорят о селекции по продуктивности родственников. Существует метод так называемой комбинированной селекции, при котором селекционным критерием для отбора служит как собственная продуктивность объектов разведения, так и продуктивность их родственников.

Основным критерием выбора того или иного метода определения племенной ценности производителей для эффективного ведения селекции в стаде служит достаточное генотипическое разнообразие, оцениваемое с помощью коэффициента наследуемости в широком смысле слова (h^2) или же коэффициента наследуемости в узком смысле (c^2h^2). При высоких значениях c^2h^2 обычные методы селекции, применяемые в птицеводстве, будут эффективными и остается лишь решить вопрос о методах оценки аддитивного генотипа особей, отбираемых на племя. Для этого используют в основном те методы, о которых шла речь выше. Каждый из них имеет как преимущества, так и недостатки и ограничения в применении при разных методах и уровнях селекции.

МЕТОДЫ ОТБОРА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПО ФЕНОТИПУ

Оценка по собственному фенотипу. При оценке особей по собственному фенотипу для племенных целей оставляют тех, у которых по основным селекционируемым признакам наибольшее отклонение в положительную сторону от средней по стаду. Это отклонение всегда обусловлено факторами наследственного и ненаследственного происхождения. Поэтому связь между фенотипом и генотипом отдельной особи может быть выражена следующей формулой:

$$x_i = \bar{x} + q_i + e_i,$$

где x_i — фенотип особи, выраженный в единицах измерения селекционируемого признака; \bar{x} — средняя по стаду и одновременно средняя фенотипическая и средняя генотипическая; q_i — отклонение от средней, обусловленное генотипом; e_i — отклонение от средней, обусловленное ненаследственными факторами (условия кормления, со-

Пример. Средняя яйценоскость при коэффициенте наследуемости 0,37 составит $x_2 = 270 - 250 = 20$ яиц. Пример из жизни в соответствии с приведенной формулой $x_1 = c$...

Если имеются данные о продуктивности селе...

держания, возраст особи и ее функциональное состояние и др.).

Поскольку еще не разработаны способы для отделения у каждой особи q_i от e_i , то в общем числе отобранных индивидуумов могут встречаться такие, у которых q_i будет иметь фактически более высокое значение, чем у других.

Однако у определенного числа особей большое фенотипическое отклонение может быть обусловлено высоким значением e_i . При этом q_i может оказаться даже отрицательным или близким к нулю. Тем не менее это не значит, что отбор по фенотипу не представляет интереса для селекции. Предположим, что отобрано большое число особей с более высоким значением селекционируемого признака, тогда средняя величина его у этих особей будет выше средней по всему стаду. Нет сомнения, что при вычислении средней по отобранным особям их отклонения e_i , зависящие от ненаследственных факторов, частично взаимно уничтожатся, так как у одних особей они будут положительные, у других отрицательные. Поэтому средняя по отобранной группе отразит генотип лучше, чем показатель каждой особи отдельно. Таким образом, хотя в отобранной группе не каждая особь обладает ценным генотипом, все же с большой вероятностью можно ожидать, что в такой группе процент особей высокой племенной ценности больше, чем по всему стаду.

На основании изложенного можно сделать вывод, что по фенотипу отдельно взятой особи нельзя достоверно точно говорить о ее генотипе, но судить в среднем о генотипе отобранной группы вполне возможно. Для этого используют следующее уравнение:

$$x_1 = c^2 h^2 x_2.$$

Пример. Средняя яйценоскость кур в стаде составила 250 яиц при коэффициенте наследуемости $c^2 h^2 = 0,37$. На племя были отобраны несушки с яйценоскостью 270 яиц. Тогда фенотипическое отклонение составит $x_2 = 270 - 250 = 20$ яиц, а генотипическое отклонение в соответствии с приведенной формулой будет равно $x_1 = 0,37 \cdot 20 = 7,4$ яйца. Пример наглядно показывает большую зависимость генотипического отклонения от значения показателя наследуемости.

Если имеются данные о продуктивности особей за ряд лет, когда ведется селекция на продолжительный период продуктивного использования, то для оценки отдельной

особи берут средний ее показатель за весь период, приведенный к одному году. Следовательно, показатель наследуемости, который используют для определения генотипического отклонения особи, в зависимости от способа получения информации изменит свое значение и вместо c^2h^2 будет $c^2h_n^2$, который можно рассчитать по следующей формуле:

$$c^2h_n^2 = \frac{n \cdot c^2h^2}{1 + (n-1)r_\omega},$$

где $c^2h_n^2$ — показатель наследуемости, определенный по средней за n лет; c^2h^2 — показатель наследуемости, вычисленный за один год продуктивного использования; r_ω — коэффициент повторяемости.

Используя это уравнение, при высоких значениях коэффициента повторяемости можно повысить показатель наследуемости.

Следует отметить, что полученное генотипическое отклонение 7,4 яйца будет достоверно только для определенной отобранной особи, а в целом по группе оно будет варьировать в каких-то пределах, что можно найти по формуле ошибки генотипического отклонения σ_{x_1} :

$$\sigma_{x_1} = \sigma_A \sqrt{1 - c^2h^2},$$

где σ_A — аддитивное отклонение.

Из схемы коэффициентов путей Райта, где понятие аддитивного генотипа совпадает с понятием генетической формулы, вытекает, что коэффициент корреляции аддитивный генотип — фенотип (ch) есть отношение

$$\frac{\sigma_A}{\sigma_\varphi}, \text{ тогда } \sigma_A = ch\sigma_\varphi.$$

Предположим, что $\sigma_\varphi = 15$ яиц, тогда $\sigma_A = 0,4 \cdot 15 = 6$ яиц и $\sigma_{x_1} = 6\sqrt{1 - 0,37} = 6 \cdot 0,79 = 4,7$ яйца. Поскольку в племенную группу кур отобрано n число особей, то эту ошибку надо привести в соответствие со степенями свободы. При $n = 25$ голов

$$\sigma_{x_1} = \frac{\sigma_{x_1}}{\sqrt{n}} = \frac{4,7}{\sqrt{25}} = 0,94.$$

Доверительный интервал суживается при увеличении n .

Таким образом, фактическое генотипическое отклонение в группе кур будет $7,4 \pm 0,94$ яйца. Если взять удвоенную сигму, то получим границу изменчивости, которая составит $7,4 + 1,9 = +9,3$ и $7,4 - 1,9 = +5,5$. Это значит, что отобранные куры с яйценоскостью 270 яиц по своему аддитивному генотипу отклоняются от средней по стаду в положительную сторону не больше, чем на 9,3 яйца, и не меньше, чем на 5,5 яйца, при фенотипическом отклонении, равном 20 яйцам, и коэффициенте наследуемости 0,37.

На основании полученных данных можно утверждать, что племенная ценность отобранных особей выше средней по стаду. Остается доказать вероятность доверительных границ, которую для ограниченной выборки рассчитывают на основании таблицы выборочных распределений, составленной Стьюдентом (Приложение 1). Для нашего примера при средней яйценоскости $\bar{x} = 250$ яиц, $\sigma_{\phi} = 15$ яиц и $n = 25$ кур t равно 2,1. Значит, интервал доверия составит $250 \pm 2,1 \cdot 15 = 250 \pm 31$, или от 219 до 281 яйца при $P = 0,95$.

В тех случаях, когда объем выборки превышает 176 особей, критерий Стьюдента совпадает с нормальным распределением и доказать вероятность можно, исходя из этих закономерностей. Для этого генотипическое отклонение выражаем в долях сигмы и получаем

$$\frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = \frac{7,4}{4,7} = 1,57.$$

Воспользовавшись таблицей нормального распределения, найдем, что в промежутке от средней до точки с отсекаемой величиной абсциссы, равной 1,57, располагается 44% всех особей. Общее число кур с положительным фенотипическим отклонением от средней в 20 яиц составляет 94%.

Следовательно, можно утверждать, что отбираемые особи с вероятностью 94% по своему аддитивному генотипу будут отклоняться в положительную сторону от средней, а значит, будут улучшателями.

Оценка по фенотипу предков. Племенную ценность молодых особей, а также особей того пола, у которых рассматриваемый признак не проявляется, можно определить по фенотипу предков. Существует несколько способов.

Оценка по фенотипу одного из родителей. При разведении в замкнутых группах птиц, когда по производителям и самкам коэффициент отбора примерно равный и влияние отцов и матерей на разнообразие потомков одинаково, эту оценку можно получить по следующей формуле:

$$x_1 = abc^2h^2x_2,$$

где x_1 — оценка аддитивного генотипа рассматриваемой особи, выраженная через отклонение от средней по стаду; x_2 — фенотипическое отклонение родителя от средней по стаду; c^2h^2 — коэффициент наследуемости в узком смысле; ab — коэффициент корреляции между генетическими формулами родителя и потомка.

Этот коэффициент представляет интерес для селекции, но величина ab вообще некоторое неизвестное. Если популяция построена по формуле Гарди — Вайнберга, находится в состоянии равновесия или в ней происходит свободное скрещивание, то при данных ограничениях, воспользовавшись схемой коэффициентов путей, нетрудно заметить, что $a = b = \sqrt{0,5}$, откуда $ab = 0,5$. Это ее приближенное значение и берут для расчетов, тогда $x_1 = 0,5 c^2h^2x_2$.

Рассмотрим применение этой формулы на конкретном примере. Пусть средняя масса яиц кур в стаде $\bar{x} = 58$ г, среднее квадратическое отклонение $\sigma_\phi = 2$ г, $c^2h^2 = 0,40$. На племя оставлен петух, мать которого несла яйца массой 61 г, тогда фенотипическое отклонение ее от средней по стаду будет равно: $x_2 = 61 - 58 = 3$ г.

Отсюда $x_1 = 0,5 \cdot 0,40 \cdot 3 = 0,6$. Следовательно, аддитивный генотип отобранного на племя петуха равен $58 + 0,6 = 58,6$ г. Найдем ошибку этой оценки:

$$\sigma_{x_1} = \sigma_A \sqrt{1 - r_{12}^2},$$

где $\sigma_A = ch\sigma_\phi = 0,5 \cdot 2 = 1$.

Коэффициент корреляции между генотипом потомка и фенотипом родителя (r_{12}) определяют по схеме коэффициента путей, и он равен $0,5 ch$, откуда $r_{12} = (0,5 ch)^2 = (0,5 \cdot 0,5)^2 = 0,0625$, теперь $\sigma_{x_1} = 1 \sqrt{1 - 0,0625} = 1 \cdot 0,9682 = 0,97$. Значит, $x_1 = 0,6 \pm 0,97$. Если на племя оставлено 25 петухов, у которых матери имели среднюю массу яиц 61 г, то аддитивный генотип их будет тот же — 58,6 г, а ошибка уменьшится на

$$\sigma_{x_1} = \frac{\sigma_{x_1}}{\sqrt{n}} = \frac{0,97}{\sqrt{25}} = 0,19,$$

Вероятность доверительных границ находят точно так же, как это было сделано в предыдущем разделе при оценке по собственному фенотипу, то есть

$$\frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = \frac{0,6}{0,97} = 0,62.$$

Из таблицы вероятного распределения находим, что общее число петухов-производителей с аддитивным генотипом по массе яиц выше средней по стаду составляет 73%. Следовательно, можно сделать вывод, что при отборе петухов по фенотипу матерей, масса яиц у которых 61 г, действительно улучшателями по этому показателю будет 73% производителей.

Оценка по фенотипу обоих родителей. Если признак не ограничен полом и не проявляет полового диморфизма, то уравнение для оценки имменной ценности производителя по фенотипу обоих родителей имеет следующий вид:

$$x_1 = 0,5c^2h^2x_2 + 0,5c^2h^2x_3 = c^2h^2 \frac{x_2 + x_3}{2} = c^2h^2\bar{x}_{2,3}$$

где x_1 — отклонение аддитивного генотипа потомка; x_2 и x_3 — фенотипическое отклонение родителей; $\bar{x}_{2,3}$ — среднее фенотипическое отклонение родителей.

Если вопрос касается ограниченных полом признаков (яйценоскость, масса яиц и др.), то оценку проводят по фенотипу одного из родителей.

При проявлении полового диморфизма возникает необходимость в пересчете показателя на один пол. Тогда оценку потомка по двум родителям производят по формуле:

$$x_1 = \frac{c^2h^2}{2} \left[\left(\frac{\bar{x}_{\sigma}}{\bar{x}_{\varphi}} x_M - \bar{x}_{\sigma} \right) + (x_0 - \bar{x}_{\sigma}) \right] \text{ при пересчете на самцов}$$

$$x_1 = \frac{c^2h^2}{2} \left[\left(\frac{\bar{x}_{\varphi}}{\bar{x}_{\sigma}} x_0 - \bar{x}_{\varphi} \right) + (x_M - \bar{x}_{\varphi}) \right] \text{ при пересчете на самок,}$$

где x_{φ} и \bar{x}_{σ} — среднее фенотипическое значение признака по самкам и самцам в стаде; x_M и x_0 — фенотипическое значение признака матери и отца.

Пример. Средняя живая масса курочек в 56 дней в стаде составляет 1200 г, петушков — 1600 г при σ_{φ} , равном ± 150 г и ± 180 г соответственно.

Оценим потомка от спаривания петуха с живой массой в 56 дней 1800 г и курицы с живой массой 1400 г. Пусть $c^2h^2 = 0,40$. Сделаем пересчет на самцов. Тогда

$$x_1 = \frac{c^2h^2}{2} \left[\left(\frac{\bar{x}_{\sigma}}{\bar{x}_{\varphi}} x_M - \bar{x}_{\sigma} \right) + (x_0 - \bar{x}_{\sigma}) \right] =$$

$$= \frac{0,40}{2} \left[\left(\frac{1600}{1200} \cdot 1400 - 1600 \right) + (1800 - 1600) \right] =$$

$$= 0,20[(1866 - 1600) + 200] = 0,20(266 + 200) = 93.$$

Следовательно, аддитивный генотип оцениваемой особи, выраженный в абсолютных единицах, в пересчете на самцов равен $1600 + 93 = 1693$ г. Найдем ошибку этого определения с учетом того, что в стаде проводится подбор особей к спариванию, и поэтому существует корреляция между родителями.

$$\sigma_{x_1} = \sigma_A \sqrt{1 - 0,5c^2h^2(1 + r_{23})},$$

где r_{23} — коэффициент фенотипической корреляции отец — мать по селекционируемому признаку $\sigma_A = \sigma_{\phi} \sqrt{c^2h^2} = 180 \sqrt{0,40} = 180 \cdot 0,63 = 113,4$ г. $\sigma_{x_1} = 113,4 \sqrt{1 - 0,5 \cdot 0,4(1 + 0,25)} = 113,4 \sqrt{1 - 0,5 \times 0,5} = 113,4 \cdot 0,87 = 98,7$. Значит, $x_1 = 93 \pm 98,7$.

Разделив $x_1 : \sigma_{x_1} = 93 : 98,7 = 0,94$, по таблице вероятности найдем, что при спаривании петуха с живой массой в 56 дней 1800 г и курицы с живой массой 1600 г потомок в 83% случаев будет действительно улучшателем при аддитивном генотипе, равном 1693 г в пересчете на самцов.

Оценка по родословной. При оценке племенной ценности производителей по фенотипу большого числа предков (родители, деды, бабушки) повышается точность оценки, но при этом должна быть гарантия, что не было резких различий по годам в условиях кормления и содержания. В связи с этим во избежание ошибок нет смысла включать в оценку аддитивного генотипа производителя отдаленных родственников, так как структура стада и его основные генетические параметры изменяются под влиянием отбора и условий среды.

Рассмотрим оценку аддитивного генотипа потомка по фенотипу предков на конкретном примере (табл. 40).

ТАБЛИЦА 40
Оценка петуха-производителя по родословной

Родственные отношения	Яйценоскость (шт.)	Отклонение от средней (шт.)	Коэффициент наследуемости c^2h^2
Мать	250	+20	0,30
Мать матери	240	+10	0,35
Мать отца	260	+30	0,27

Имеем родительское стадо кур со средней яйценоскостью $\bar{x} = 230$ яиц в год при среднем квадратическом отклонении (σ_{ϕ}), равном 15 яиц и $c^2h^2 = 0,30$.

Для оценки аддитивного генотипа производителя воспользуемся уравнением множественной регрессии, что дает возможность устанавливать долю влияния каждого

предка на изменчивость признака, которое в данном случае имеет следующий вид: $x_1 = \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \beta_4 x_4$, где x_1 — ожидаемый генотип производителя; $\beta_2, \beta_3, \beta_4$ — частные коэффициенты регрессии по предкам x_2, x_3, x_4 .

Значение x_1 определяют через x_2, x_3, x_4 . Имея три неизвестные величины и исходя из предположения, что они все коррелируют друг с другом, составляем три уравнения. Для этого на основании эмпирических данных или теоретических расчетов определяем все возможные коэффициенты корреляции: $r_{12}, r_{13}, r_{14}, r_{23}, r_{24}$ и r_{34} . Затем правые части уравнений следует поставить r_{12}, r_{13}, r_{14} , тогда левые части будут представлять собой сумму всех возможных путей, по которым x_2, x_3 и x_4 действуют на x_1 . Следовательно, надо определять коэффициенты пути p_2, p_3, p_4 , которые могут быть вычислены только в том случае, если известны причинные связи между потомком и предками. Каждый такой путь представляет собой коэффициент корреляции между x_2 и, допустим, x_3 , помноженный на путь от x_3 и x_1 , то есть на p_3 . Поэтому система уравнений в общем случае имеет вид:

$$\begin{aligned} p_2 + r_{23}p_3 + r_{24}p_4 &= r_{12}; & r_{23}p_2 + p_3 + r_{34}p_4 &= r_{13}; \\ r_{24}p_2 + r_{34}p_3 + p_4 &= r_{14}. \end{aligned}$$

Эта система может быть упрощена в результате выпадения некоторых членов из левой части, где коэффициенты корреляции равны нулю.

Пользуясь схемой на рисунке 14, устанавливаем значение коэффициента корреляций:

$$\begin{aligned} r_{12} &= 0,5 \sqrt{0,35} = 0,592; & r_{13} &= 0,25 \sqrt{0,30} = 0,548; \\ r_{14} &= 0,25 \sqrt{0,27} = 0,520; \\ r_{23} &= \sqrt{0,35} \cdot \sqrt{0,30} \cdot 0,5 = 0,162; \\ r_{24} &= 0; & r_{34} &= 0. \end{aligned}$$

Подставляя полученные коэффициенты корреляций в уравнения, написанные выше, будем иметь:

$$p_2 + 0,162p_3 = 0,592; \quad 0,162p_2 + p_3 = 0,548; \quad p_4 = 0,520.$$

Тогда

$$p_2 = 0,592 - 0,162 \cdot 0,5 \cdot 0,548 = 0,548.$$

Таким же образом находят и значения p_3 и p_4 , которые в данном случае равны соответственно 0,459 и 0,520.

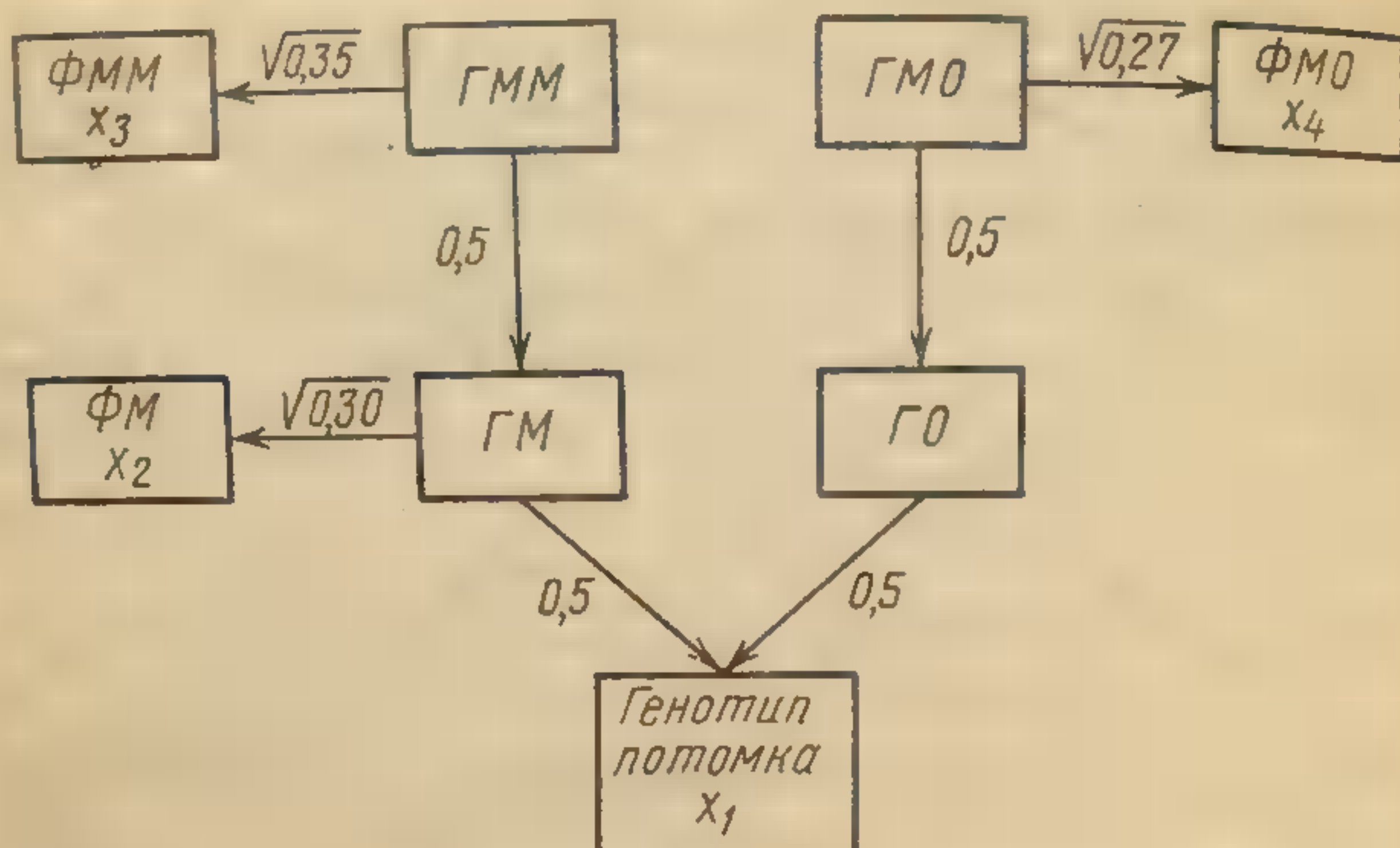


Рис. 14. Оценка аддитивного генотипа потомка по родословной.

На основании полученных данных определяем коэффициенты регрессий:

$$\beta_2 = p_2 \sqrt{0,35} = 0,548 \cdot 0,59 = 0,323;$$

$$\beta_3 = p_3 \sqrt{0,30} = 0,459 \cdot 0,55 = 0,252;$$

$$\beta_4 = p_4 \sqrt{0,27} = 0,520 \cdot 0,52 = 0,270.$$

Подставляем значения частных коэффициентов регрессий в уравнение множественной регрессии $x_1 = \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \beta_4 x_4$. Откуда находим, что $x_1 = 0,323 \cdot x_2 + 0,252 \cdot x_3 + 0,270 \cdot x_4$. Зная отклонения фенотипа особей от средней по стаду, получим, что $x_1 = 0,323 \cdot 20$ яиц $+ 0,252 \cdot 10$ яиц $+ 0,270 \cdot 30$ яиц $= 6,46$ яйца $+ 2,52$ яйца $+ 8,1$ яйца $= 17,1$ яйца.

Следовательно, племенная ценность потомка, установленная по его родословной, или его аддитивный генотип, равна $x_1 = 230$ яиц $+ 17$ яиц $= 247$ яиц. Число 247, характеризующее племенную ценность производителя, может иметь абсолютное значение только при отсутствии влияния условий внешней среды на проявление данного признака. В связи с тем, что на практике этого добиться невозможно, определяют ошибку этого значения. Вначале необходимо найти коэффициент детерминации

$$R^2_{1,234} = p_2^2 + p_3^2 + p_4^2 + 2r_{23} \cdot p_2 p_3 + 2r_{24} + p_2 p_4 +$$

$$\begin{aligned}
 + 2r_{34} + p_3p_4 &= 0,548^2 + 0,459^2 + 0,520^2 + \\
 &+ 2 \cdot 0,162 \cdot 0,548 \cdot 0,459 + 0 + 0 = \\
 &= 0,300 + 0,211 + 0,270 + 0,081 = 0,86.
 \end{aligned}$$

Полученное значение коэффициента детерминации, равное 0,86, показывает, что изучаемый генотип потомка на 86% определяется теми связями, которые мы учли в его родословной, и на 14% неучтенными — родословной влияниями, к которым относится прямое влияние отца и влияние дедов.

Для определения ошибки необходимо найти еще значение аддитивного отклонения по формуле

$$\sigma_A = ch\sigma_\varphi,$$

где $ch = \sqrt{c^2h^2} = \sqrt{0,30} = 0,55$. Тогда $\sigma_A = 0,55 \cdot 15 = 8,25$ яйца. Ошибка определения аддитивного генотипа составит:

$$\begin{aligned}
 \sigma_{x_1} &= \sigma_A \sqrt{1 - R_{1,234}^2} = 8,25 \sqrt{1 - 0,86} = 8,2 \cdot 3,7 = \\
 &= 30,3 \text{ яйца.}
 \end{aligned}$$

Следовательно, оценка аддитивного отклонения потомка, выраженная в абсолютных числах, равна $x_1 = 230$ яиц ± 30 яиц. При уравнении вероятности $P = 0,95$ через отклонения от приведенной средней по стаду $x_1 = 17$ яиц можно найти интервал доверия: $17 \pm 2 \cdot 30$ яиц. Из этого следует, что потомок с подобной родословной не обязательно улучшатель, так как нуль включается в этот интервал.

Оценка по фенотипу боковых родственников. Этот метод оценки применяют при отборе потомков в раннем возрасте, когда в качестве одного из факторов отбора используют так называемый метод ускоренной оценки, а также для оценки по признакам, ограниченным полом.

В качестве примера рассмотрим оценку племенной ценности потомка по фенотипу боковых родственников — полусестер. Для этого построим родословную (рис. 15), на основании которой проведем оценку аддитивного генотипа потомка x_1 .

Для данного случая уравнение множественной регрессии будет иметь следующий вид:

$$x_1 = \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \beta_4 x_4 + \beta_5 x_5,$$

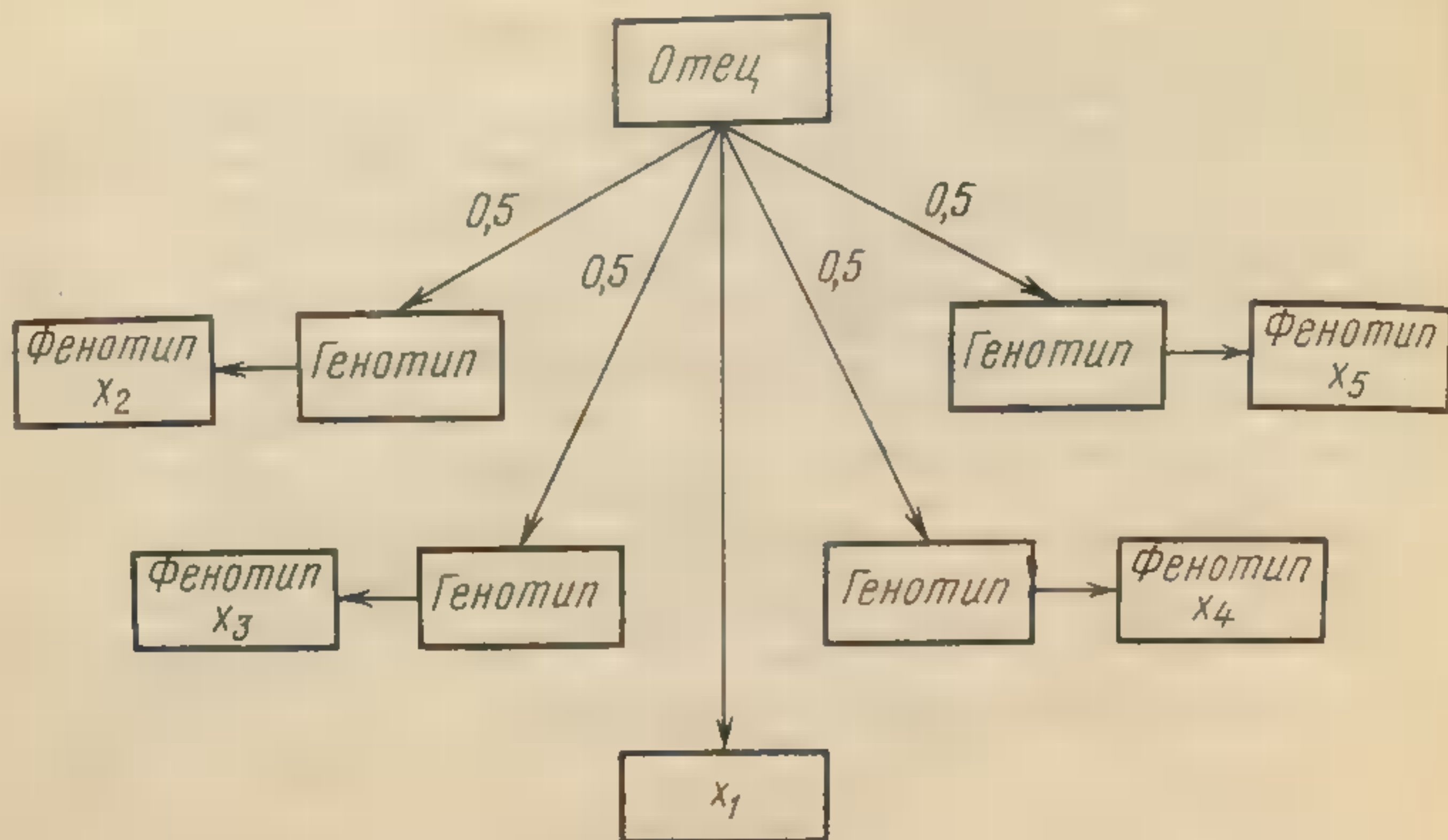


Рис. 15. Схема связей между генотипом потомка и фенотипом полусибсов.

где $\beta_2, \beta_3, \beta_4, \beta_5$ — коэффициенты частной регрессии потомка на его полусестер. Но так как $\beta_2 = \beta_3 = \beta_4 = \beta_5$, то можно написать: $x_1 = \beta_2(x_2 + x_3 + x_4 + x_5)$. Сумму показателей полусибсов можно заменить их средним арифметическим, тогда получим: $x_1 = m\beta_2\bar{x}_i$, где m — число полусибсов, а β_2 — коэффициент частной регрессии генотипа оцениваемого потомка на фенотип одного из полусибсов; \bar{x}_i — среднее фенотипическое отклонение по полусибсам.

Становится ясно, что в уравнении регрессии имеется всего одно неизвестное (β_2). Чтобы отыскать его, нет необходимости составлять систему уравнений, к которой мы прибегали при оценке по фенотипу большого числа предков, а надо всего одно уравнение.

Составляя это уравнение, коэффициенты корреляций находят по схеме коэффициентов путей (рис. 16):

$$r_{12} = r_{13} = r_{14} = r_{15} = 0,25ch;$$

$$r_{23} = r_{24} = r_{25} = r_{34} = r_{35} = r_{45} = 0,25c^2h^2.$$

Уравнение имеет вид:

$$p_2 + r_{23}p_3 + r_{24}p_4 + r_{25}p_5 = r_{12}.$$

В связи с тем, что $p_2 = p_3 = p_4 = p_5$, то имеем $p_2 + 3r_{23}p_2 = r_{12}$ или $p_2(1 + 3r_{23}) = r_{12}$. При числе полу-

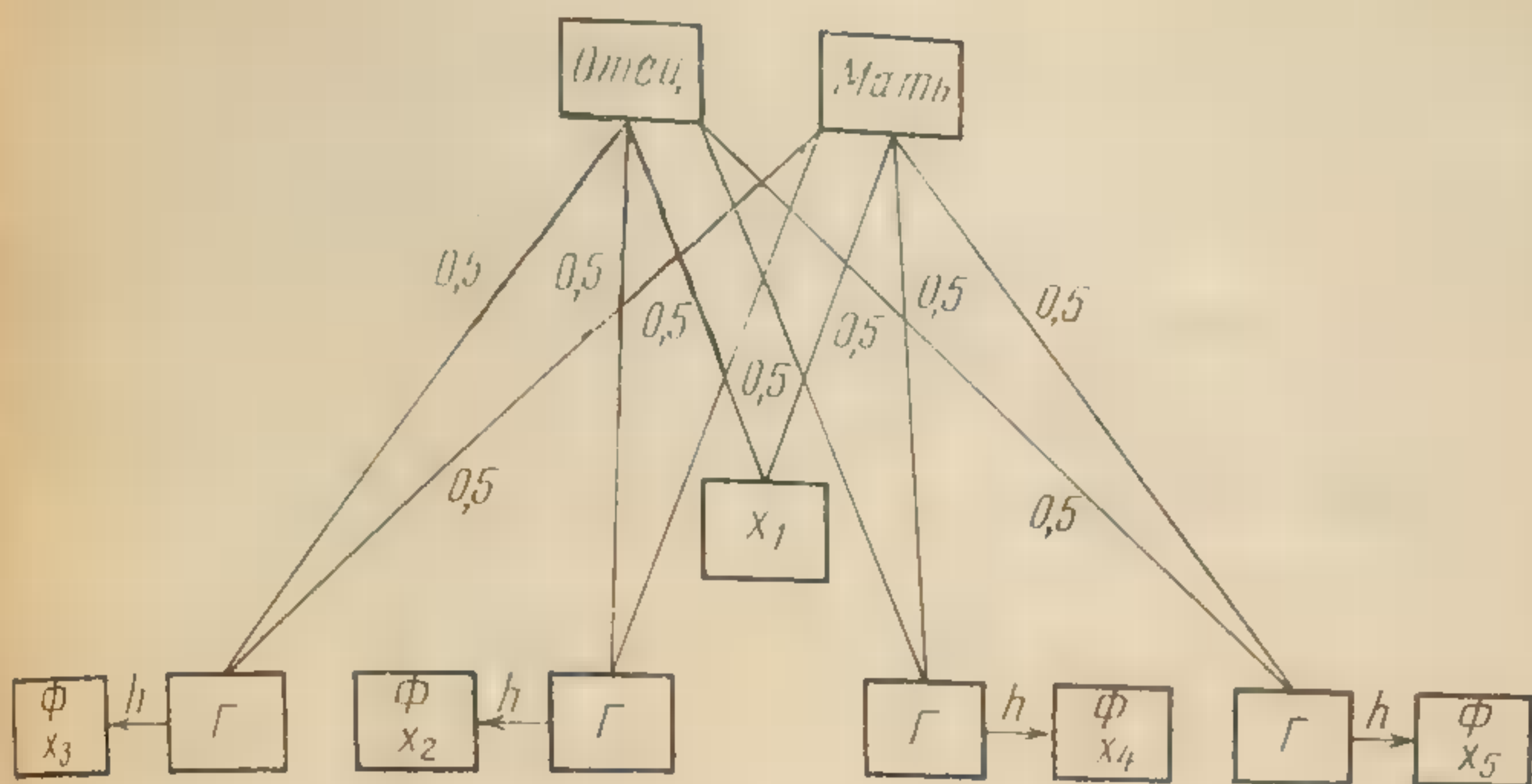


Рис. 16. Схема связей между генотипом потомка и фенотипом сибсов.

сибсов, равном m , уравнение можно записать так: $p_2 [1 + (m - 1)r_{23}] = r_{12}$. Отсюда находим значение p_2 :

$$p_2 = \frac{r_{12}}{1 + (m - 1)r_{23}} = \frac{0,25ch}{1 + (m - 1)0,25c^2h^2}.$$

Умножая числитель и знаменатель дроби на 4, получим:

$$p_2 = \frac{ch}{4 + (m - 1)c^2h^2}.$$

Пользуясь этим уравнением, напишем формулу для определения коэффициента регрессии:

$$\beta_2 = p_2ch = \frac{c^2h^2}{4 + (m - 1)c^2h^2}.$$

Следовательно, уравнение множественной регрессии в развернутом виде имеет вид:

$$x_1 = m\beta_2\bar{x}_i = \frac{mc^2h^2}{4 + (m - 1)c^2h^2} \bar{x}_i.$$

Поскольку все коэффициенты пути от полусибсов к определяемому генотипу потомка x_1 равны между собой, то коэффициент детерминации выразим формулой:

$$R_{1x_i}^2 = \frac{mc^2h^2}{4[4 + (m - 1)c^2h^2]}.$$

Рассмотрим применение формулы уравнения множественной регрессии на конкретном примере. Средняя масса яиц по стаду кур равна 50 г, $\sigma = 2$ и $c^2h^2 = 0,40$. Поставлена задача повысить массу яиц по стаду. Для этого устанавливают происхождение всех молодых петушков, отобранных на племя по отцам, находят полусестер каждого из них и определяют среднюю массу яиц по каждой группе полусестер. Петушков, у которых полусестры несут яйца массой ниже средней по стаду, из дальнейшего разведения исключают, а отвечающих требованиям оставляют и оценивают их аддитивный генотип. Пусть мы отобрали двух петушков — у первого (x_1) 30 полусестер со средней массой яиц 60 г, у второго (x_2) 50 полусестер со средней массой яиц 58 г. Тогда отклонение от средней массы яиц и полусестер первого петушка составит 4 г и у второго 2 г. Определим аддитивный генотип этих петушков.

$$x_1 = \frac{c^2h^2m}{4 + (m-1)c^2h^2} \bar{x}_1 = \frac{30 \cdot 0,40 \cdot 4}{4 + (30-1) \cdot 0,40} = 3,1 \text{ г}$$

$$x_2 = \frac{50 \cdot 0,40 \cdot 2}{4 + (50-1) \cdot 0,40} = 1,7 \text{ г.}$$

Находим коэффициент детерминации.
Для первого петушка

$$R_1^2 = \frac{c^2h^2m}{4[4 + (m-1)c^2h^2]} = \frac{30 \cdot 0,40}{4[4 + (30-1)0,40]} = 0,15.$$

Для второго петушка

$$R_2^2 = \frac{50 \cdot 0,40}{4[4 + (50-1)0,40]} = 0,21.$$

Найдем ошибку определения аддитивного генотипа

$$\sigma_{x_1} = \sigma_y \sqrt{1 - R_1^2} = 1 \cdot \sqrt{1 - 0,15} = 0,92.$$

Генотипическое отклонение (σ_y) находим по формуле

$$\sigma_y = h\sigma_\phi \quad 0,5 \cdot 2 = 1.$$

$$\sigma_{x_2} = 1 \cdot \sqrt{1 - 0,21} = 0,89.$$

Значит, оценка аддитивного отклонения петушков равна:

$$x_1 = 56 + 3,1 = 59,1 \pm 0,92; \quad x_2 = 56 + 1,7 = 57,7 \pm 0,89.$$

При уравнении вероятности $P = 0,95$ и отклонениях $x_1 = 3,1$, $x_2 = 1,7$ интервал доверия составит: $3,1 \pm 2 \times 0,92$ и $1,7 \pm 2 \cdot 0,89$.

Следовательно, первый петушок будет достоверно улучшателем дочерей по массе яиц, а для второго не исключается возможность, что он может быть и ухудшателем.

Оценка по фенотипу потомков. Допустим, что корреляции между отцом и матерью нет. Тогда, при оценке производителя по потомству, матери представляют собой случайную выборку из стада, а уравнение множественной регрессии аналогично тому, которое применяют при оценке по боковым родственникам, то есть $x = n\beta\bar{x}_i$, где n — число потомков; β — коэффициент частной регрессии родитель — потомок; \bar{x}_i — среднее фенотипическое отклонение потомков от средней по стаду.

В развернутом виде это уравнение имеет вид:

$$x_1 = \frac{2nc^2h^2}{4 + (n-1)c^2h^2} \bar{x}_i$$

Коэффициент детерминации находят по формуле:

$$R_{1x_i}^2 = \frac{nc^2h^2}{4 + (n-1)c^2h^2}$$

Пример. Средняя яйценоскость кур в стаде равна 250 яиц, $\sigma_\phi = 20$ яиц, $c^2h^2 = 0,30$. Яйценоскость 100 дочерей петуха x_1 составила 260 яиц. Тогда $\bar{x}_i = 260 - 250 = 10$ яиц. Определим аддитивный генотип петуха при отсутствии подбора.

$$x_1 = \frac{2 \cdot 100 \cdot 0,30 \cdot 10}{4 + (100 - 1)0,30} = 17,8 \text{ яйца.}$$

Значит, этот производитель по своей племенной ценности превышает средний показатель по стаду на 17,8 яйца. Находим ошибку этого определения;

$$\sigma_A = ch \sigma_\phi, \text{ где } ch = \sqrt{c^2h^2} = \sqrt{0,30} = 0,55, \text{ тогда}$$

$$\sigma_A = 0,55 \cdot 20 = 11 \text{ яиц.}$$

Коэффициент детерминации составит

$$R^2 = \frac{100 \cdot 0,30}{4 + (100 - 1) \cdot 0,30} = 0,89.$$

Ошибка определения аддитивного генотипа

$$\sigma_{x_1} = \sigma_A \sqrt{1 - R^2} = 11 \sqrt{1 - 0,89} = 3,6 \text{ яйца.}$$

При уравнении вероятности $P = 0,95$ интервал доверия составит: $x_1 \pm 2\sigma_{x_1} = 17,8 \pm 2 \cdot 3,6 = 17,8 \pm 7,2$, то есть аддитивный генотип петуха не ниже 10,6, и не выше 25 яиц с вероятностью $P = 0,95$.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ПЛЕМЕННОЙ ЦЕННОСТИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПО ФЕНОТИПУ РОДСТВЕННИКОВ

Оценка аддитивного генотипа производителей по фенотипу различных родственников основана на той закономерности, что сходство их генотипа с генотипом прямых и боковых родственников значительно больше, чем с генотипом неродственных особей. Математически это сходство выражается корреляционным отношением, величина которого может увеличиваться или уменьшаться под действием условий внешней среды и различных факторов ненаследственного происхождения. Поэтому для повышения результативности селекции необходимо работу строить так, чтобы внутриклассовая корреляция оказывалась минимальной, то есть паратипические факторы влияли как можно меньше на генотип потомка. В этой связи оценка по полусибсам может оказаться лучше, чем оценка по полным сибсам так, как последние во многих случаях связаны между собой внутриклассовой корреляцией, а первые от нее свободны.

Эффективность различных методов оценки племенной ценности производителей в значительной степени зависит от постановки зоотехнического учета и своевременности сбора первичной информации.

Одна из характеристик точности учета — коэффициент повторяемости продуктивности отдельных особей или групп особей по годам. Низкие значения этих коэффициентов могут быть следствием отсутствия генотипического разнообразия в стаде или резких колебаний условий кормления и содержания. Во всех этих случаях никакие методы оценки аддитивного генотипа не могут дать желательного результата. Поэтому оценка племенной ценности производителей по фенотипу одного из родственников или их группы предполагает сходные условия внешней среды за сравниваемые периоды испытания продуктивных качеств. При несоответствии условий или плохой организации

учета методы оценки племенной ценности по фенотипу родственников не могут быть рекомендованы, так как при резких колебаниях условий начинает действовать взаимодействие генотип — среда, что приводит к изменению фенотипа особей, а следовательно, и их ранговой оценки.

Предположим, что животные находились в аналогичных условиях среды и в стаде проведена оценка племенной ценности производителей по собственному фенотипу, по фенотипу родителей, предков, боковых родственников и по потомкам. Во всех случаях получено отклонение x_i , равное одной фенотипической сигме, но x_i имеет разный смысл в зависимости от способа оценки. При оценке потомка по собственному фенотипу уравнение регрессии $x_1 = c^2 h^2 x_2$, где x_2 — фенотипическое отклонение оцениваемой особи.

Если $x_2 = \sigma_\phi$, то $x_1 = c^2 h^2 \sigma_\phi$. Для того, чтобы определить эффективность этой оценки, надо найти ошибку значения x_1 по формуле:

$$\sigma_{x_1} = \sigma_\gamma \sqrt{1 - c^2 h^2}.$$

Поскольку $\sigma_\gamma = \sigma_\phi h$, то получим

$$\sigma_{x_1} = \sigma_\phi h \sqrt{1 - c^2 h^2}.$$

Как по этой ошибке оценить эффективность отбора? При отсутствии отбора в стаде, как правило, имеется половина особей с показателем продуктивности выше среднего, а половина — ниже среднего. Если же проводится отбор, то в отобранной группе особей с показателем продуктивности выше среднего будет больше. Поэтому эффективность оценки определяется тем, насколько процент особей с такими показателями в отобранной группе превышает 50%. Сама же группа характеризуется величиной отклонения ее от средней по стаду, хотя каждая особь этой группы будет отклоняться от средней на разную величину. Следовательно, мы будем иметь распределение по фенотипу отобранных в группу особей со средней \bar{x}_1 и средним квадратическим отклонением σ_{x_1} . Исходя из нормального распределения, эффективность отбора можно определить из отношения:

Первый случай.

$$\frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = \frac{c^2 h^2 \sigma_\phi}{h \sigma_\phi \sqrt{1 - c^2 h^2}} = \frac{ch}{\sqrt{1 - c^2 h^2}}$$

Если $c^2h^2 = 0,30$, то $ch = \sqrt{0,30} = 0,55$, тогда получим

$$\frac{ch}{\sqrt{1-c^2h^2}} = \frac{0,55}{\sqrt{1-0,30}} = \frac{0,55}{0,84} = 0,65.$$

Второй случай. Отбор производителей ведут по родителям, у которых и отец и мать превышают среднюю по стаду на одну фенотипическую сигму. Уравнение регрессии $x_1 = c^2h^2\bar{x}$ будет иметь вид: $x_1 = c^2h^2\delta_\phi$, то есть то же самое, что и при оценке по собственному фенотипу, но ошибка уже другая:

$$\sigma_{x_1} = ch\sigma_\phi\sqrt{1-0,5c^2h^2}.$$

$$\text{Отношение } \frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = \frac{ch}{\sqrt{1-0,5c^2h^2}}.$$

При том же значении c^2h^2 значение дроби $\frac{x_1}{\sigma_{x_1}}$ будет равно:

$$\frac{0,55}{\sqrt{1-0,5 \cdot 0,3}} = \frac{0,55}{0,92} = 0,59,$$

то есть эффективность отбора ниже, чем при оценке по собственному фенотипу.

Третий случай. Отбор производится по фенотипу предков (отца, матери, двух дедов и двух бабок). Поскольку при оценке потомков значение x_1 определяется величинами x_2 и c^2h^2 , то увеличение числа предков до двух поколений дает возможность увеличить это значение:

$$x = \frac{c^2h^2(2-c^2h^2)}{2-c^4h^4} \cdot \frac{x_2+x_3}{2} + \frac{2c^2h^2(1-c^2h^2)}{2-c^4h^4} \times \\ \times \frac{x_4+x_5+x_6+x_7}{4}.$$

Если каждый из предков отклоняется от средней по стаду на одну сигму фенотипическую, то

$$x_1 = \frac{\sigma_\phi c^2h^2(4-3c^2h^2)}{2-c^4h^4}$$

Зная, что коэффициент регрессии генотипа потомка на фенотип предков возрастает по мере увеличения числа предков теоретически возможно повысить значение x_1 до $x_1 = \sigma_\phi$, но практически это сделать невозможно потому, что привлечение большого числа отдаленных предков дает искаженную информацию о фактическом генотипе потомка.

Ошибку определения находят по формуле:

$$\sigma_{x_1} = \sigma_\phi ch \sqrt{1 - \frac{c^2 h^2 (3 - 2c^2 h^2)}{2(2 - c^4 h^4)}}$$

$$\text{или } \sigma_{x_1} = \sigma_\phi ch \sqrt{\frac{4 - 3c^2 h^2}{2(2 - c^4 h^4)}}$$

Теперь определим эффективность отбора:

$$\frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = ch \sqrt{\frac{2(4 - 3c^2 h^2)}{2 - c^4 h^4}}$$

Если $c^2 h^2 = 0,30$, то

$$\frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = 0,55 \sqrt{\frac{2(4 - 3 \cdot 0,3)}{2 - 0,09}} = 0,55 \cdot 1,8 = 0,99.$$

По таблице нормального распределения найдем для приведенных трех случаев процент особей, которые отобраны в группы с показателем продуктивности, превышающим среднюю по стаду. При нормированных отклонениях для оценок по собственному фенотипу, фенотипу родителей и предков, равных соответственно 0,65; 0,59 и 0,99, эффективность отбора составляет 24, 22 и 34%. Следовательно, оценка по фенотипу предков более эффективна, чем по собственному фенотипу или по фенотипу родителей.

При оценке аддитивного генотипа потомка по полусибсам уравнение регрессии имеет вид:

$$x_1 = \frac{c^2 h^2 m}{4 + (m - 1)c^2 h^2} \bar{x}_1$$

Если все полусибсы отклоняются от средней по стаду на одну фенотипическую сигму, то в этом уравнении вместо величины \bar{x} используют σ_ϕ . В таком уравнении значение x_1 можно повысить увеличением числа полусибсов. Пределом увеличения является $x_1 = \bar{x}_i$.

Коэффициент детерминации, определяемый по формуле

$$R^2_{1-x_i} = \frac{mc^2h^2}{4[4 + (m-1)c^2h^2]},$$

при $m \rightarrow \infty$ стремится к пределу, равному 0,25. Таким образом, если коэффициент детерминации примет значение 0,25, то ошибка определения аддитивного генотипа будет равна:

$$\sigma_{x_1} = ch\sigma_{\varphi} \sqrt{1 - 0,25} = 0,87 ch\sigma_{\varphi}. \quad \text{Тогда отношение}$$

$$\frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = \frac{1}{0,87ch}. \quad \text{Если } c^2h^2 = 0,30, \text{ а } ch = \sqrt{0,30} = 0,55,$$

$$\text{тогда отношение } \frac{x_1}{\sigma_{x_1}} = \frac{1}{0,87 \cdot 0,55} = 2,03. \quad \text{Отсюда про-}$$

цент особей, превышающих среднюю по стаду в группе, составит 98%.

Очень убедительное доказательство, что верхний предел эффективности оценки племенной ценности производителей по фенотипу полусибсов выше, чем при оценке, предыдущими методами.

Это связано с тем, что точность оценки всегда можно повысить увеличением числа полусибсов, привлекаемых к оценке.

При оценке племенной ценности производителей по фенотипу потомков, в случае если отклонение каждого потомка от средней по стаду равно одной фенотипической сигме, то уравнение регрессии принимает вид:

$$x_1 = \frac{2n c^2h^2}{4 + (n-1)c^2h^2}.$$

Как и при оценке по полусибсам, значение x_1 увеличивается при возрастании n , но с той особенностью, что при $n \rightarrow \infty$ все отношение в уравнении стремится к 2. Следовательно, максимальное значение $x_1 = 2\sigma_{\varphi}$, то есть оценка аддитивного генотипа производителя по потомству (при наличии большого числа потомков) в 2 раза выше, чем при оценке по полусибсам в этих же условиях. Значение коэффициента детерминации при увеличении числа потомков также повышается. При $n \rightarrow \infty R^2_{1-x_i}$

стремится к единице, поэтому отношение $\sigma_{x_1} = \sigma_{\Delta} \sqrt{1 - R^2}$,

используемое для определения ошибки оценки аддитивного генотипа, а следовательно, и ошибка оценки стремятся к нулю.

Таким образом, можно сделать вывод, что методы оценки аддитивного генотипа производителей по фенотипу полусибсов и фенотипу потомков наиболее эффективны, чем по собственному фенотипу, фенотипу родителей и фенотипу предков. Это обусловлено тем, что при оценке последними методами нет возможностей к увеличению количества информации. Устранить этот недостаток можно путем использования комплексного метода оценки племенной ценности производителя, то есть с привлечением различной информации одновременно. Комплексный метод позволяет проводить отбор потомков в разные возрастные периоды, когда нет еще сведений о продуктивности полусибсов, а тем более о потомках. Однако для селекционера важно помнить, что оценка племенной ценности потомков по полусибсам играет первостепенную роль при предварительном отборе ремонтных производителей, а оценка по потомству — это заключительная оценка, на основании которой выносится решение о дальнейшем использовании их в системе разведения.

ОЦЕНКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПО КАЧЕСТВУ ПОТОМСТВА

Все виды сельскохозяйственной птицы относятся к многоплодным животным, для которых характерна быстрая смена поколений. Эта особенность птиц способствовала развитию эффективных методов их оценки, конечная цель которых — получение дешевой, высококачественной продукции. Поскольку мужская особь оставляет после себя большее число потомства, чем женская, то оценка производителей по качеству потомства — основное звено селекционной работы. Поэтому в хозяйствах, где селекцию ведут на уровне племенных заводов, всех молодых самцов, полученных от элитной группы, испытывают по качеству потомства. В этой работе имеется своя специфика, что связано с различной категорией хозяйств и различными видами и направлением продуктивности птиц, однако цель оценок одна — выявить наиболее ценных в племенном отношении производителей для дальнейшего повышения продуктивных качеств разводимой птицы.

Объективными критериями эффективного использования этого метода оценки племенной ценности служат такие показатели, как коэффициент повторяемости и коэффициент корреляции мать — дочь. Если эти показатели не отличаются достоверно от нуля, то оценка производителей по качеству потомства будет малоэффективной. Особое положение коэффициент корреляции мать — дочь имеет для яичных пород, где только по продуктивности дочерей можно оценить генотип самца в отношении яйценоскости.

Для достоверной оценки производителей необходимо соблюдение следующих основных условий: достаточное число потомков, одинаковые условия среды и учет продуктивных качеств матерей. Несушек оценивают по продуктивности дочерей, сравнивая показатели дочерей со средними показателями полусибсов, а также со средними показателями сверстниц всей группы птиц.

Наиболее распространенными методами оценки производителей по качеству потомства являются метод мать — дочь и метод сверстниц. При селекции на продолжительный период продуктивного использования несушек производителей приходится оценивать по продуктивности дочерей за 2—3 года. В связи с тем, что продуктивность дочерей с возрастом изменяется, а также имеются колебания в условиях содержания птицы по годам в любом хозяйстве, яйценоскость несушек за разные годы нельзя непосредственно сравнивать друг с другом. Чтобы получить сравнимые данные, яйценоскость дочерей за разные годы выражают в процентах от продуктивности их сверстниц.

Таким образом, поправки на условия года, необходимые при сравнении дочерей с матерями, не вносят большей ошибки сравнительно с методом сверстниц, когда сравнивают результаты за разные годы. В этой связи необходимо еще раз подчеркнуть, что оценка по методу мать — дочь возможна только в том случае, если матери и дочери находились в сравнимых условиях. При оценке же по методу сверстниц дочерей оцениваемого самца содержат в тех же условиях, что и сверстниц. Однако метод сверстниц на практике можно использовать только на молодых, проверяемых по племенным качествам самцах в первый год их использования, когда их спаривают с выравненными по продуктивным качествам самками. В дальнейшем к ним подбирают самок в соответствии с

их аддитивным генотипом. Поэтому полученная информация не может быть использована для оценки самцов методом сверстниц, поскольку продуктивные качества их дочерей будут в значительной степени определяться рангом матерей, спариваемых с самцами.

Следовательно, метод сверстниц дает более объективную оценку племенной ценности самцов при отсутствии подбора на выравненном поголовье самок. Те недостатки, которые присущи методу сверстниц, в значительной степени сглаживаются при сопоставлении дочерей с матерями, но не путем простого вычисления разности ($D - M$), а путем определения так называемого индекса ($2D - M$). Этот индекс основан на представлении об аддитивном наследовании хозяйственно-полезных признаков.

Необходимо отметить, что при оценке племенной ценности производителей методом сверстниц и методом мать — дочь с вычислением индекса получают ответы на несколько разные вопросы. При вычислении индексов для самцов можно сопоставить их со средней по стаду и выяснить, является ли данный производитель улучшателем или ухудшателем по селекционируемым показателям. При оценке же методом сверстниц можно только выявить среди оцениваемых самцов лучших и худших. В практической работе возникает необходимость применения обоих этих методов одновременно, поскольку часто бывают такие положения, когда производители, оцененные методом мать — дочь как улучшатели, являются ухудшателями относительно стада и, наоборот, производители-ухудшатели по оценке методом мать — дочь оказываются улучшателями по сравнению со средней продуктивностью по стаду.

Важное условие повышения точности оценки производителей методом мать — дочь — оптимальное число потомков, поскольку при увеличении числа потомков на одного самца повышается достоверность его оценки, но одновременно уменьшается число оцениваемых производителей, что неумолимо ведет к сокращению числа генотипов в линии, а значит, и уменьшаются шансы на выявление выдающихся в племенном отношении особей. Следовательно, перед селекционером всегда должна стоять математическая задача отыскания оптимума, исходя из конкретных условий и генетического материала. Поскольку повышение числа одновозрастных потомков для са-

мок ограничено, то наибольший выигрыш в эффективности получается именно при применении оценки по потомству к мужскому родителю. Однако полностью использовать полученную информацию часто удается к тому времени, когда производитель уже выбыл из стада. Все же эта информация должна быть использована, так как достоверная оценка уже выбывшего производителя позволяет судить о ценности его потомства.

Методы оценки производителей по качеству потомства

Оценка методом мать — дочь. Метод этот основан на том, что производители в большей или меньшей степени оказывают влияние на развитие всех признаков у своего потомства, даже таких, которые у них самих не проявляются (яйценоскость, масса яиц). При этом наибольший эффект оценки получают в тех случаях, когда сравниваемые потомки и матери находились примерно в одинаковых и оптимальных условиях кормления и содержания.

Оценку методом мать — дочь можно провести двумя способами — графически и статистически. Графический метод оценки позволяет определить производителя как явного ухудшателя или улучшателя потомства по сравнению с матерями, а также выявить размах изменчивости признака по родительскому поголовью и потомству. Эта оценка приближенная и проводят ее сравнением дочерей производителя с их матерями без вычислений по стандартной корреляционной решетке. Данные о продуктивности заносят в решетку обычным способом: по горизонтали — показатель продуктивности матери, а по вертикали — показатель дочери и на пересечении этих двух столбцов ставят частоты. Заполненная решетка для графической оценки производителя по яичной продуктивности на основании сопоставлений яйценоскости дочерей и матерей показана на рисунке 17. По положению прямоугольника можно предварительно выяснить степень влияния производителя на качество дочерей. Возможны три случая.

1. Большая часть частот решетки располагается выше диагонали равенства. Это значит, что большинство потомков лучше своих матерей по данному признаку, а значит, производитель улучшает среднее качество дочерей

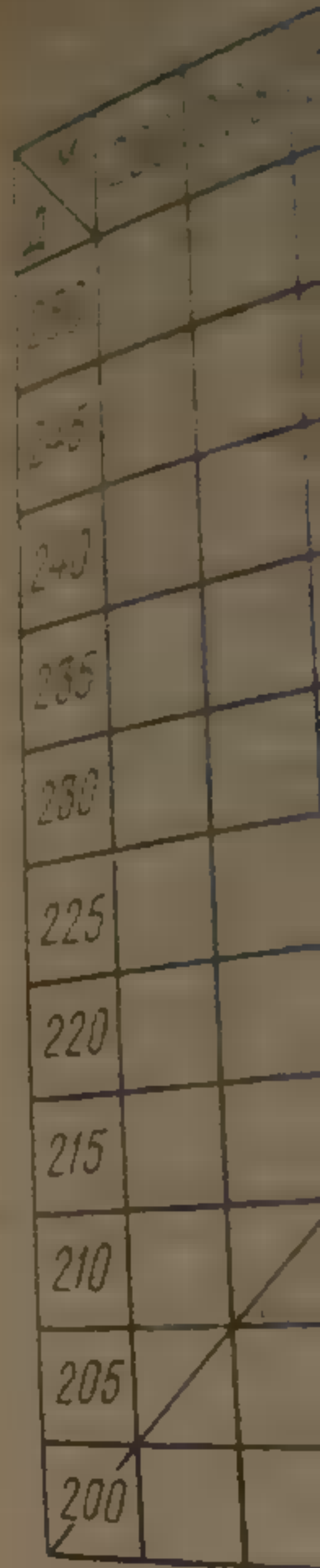


Рис. 17. Стандартная

по сравнению со средним, является ухудшателем на 2. Частоты дочерей по обе стороны диагонали равноугольника на пересечении производителя и матерей является среднее качество их матерей 3. Большая часть частот равенства, следовательно, производитель хуже среднего самки является По положению прямоугольника можно предварительно выяснить степень влияния производителя на качество дочерей

М \ Д	200	205	210	215	220	225	230	235	240	245	250
250											
245						1	3	4			
240					1	6	18	17			
235					5	2	10	14			
230					1	6	4	8			
225											
220											
215											
210											
205											
200											

Рис. 17. Стандартная решетка для графической оценки производителей (по яйценоскости).

по сравнению со средним качеством матерей и является улучшателем на данном поголовье самок. Этот случай соответствует нашему примеру.

2. Частоты располагаются примерно одинаково по обе стороны диагонали равенства, и она разделяет прямоугольник на две равные части. В данном случае производитель является нейтральным, так как он не изменяет среднее качество своих потомков относительно качества их матерей.

3. Большая часть решетки находится ниже диагонали равенства, следовательно, большинство потомков производителя хуже своих матерей. Такой производитель ухудшает среднее качество потомства и на данном поголовье самок является ухудшателем.

По положению отдельных частот можно определить сочетаемость производителя со спариваемыми самками. Расположение частот отдельных матерей выше диагонали равенства говорит о хорошей сочетаемости их с производителем, а ниже — о плохой. Для объективной оценки производителя по этому показателю его лучше спа-

ривать с самками, которые имеют среднюю продуктивность относительно всего стада.

Использование графического метода оценки представляет определенный интерес для практики племенного дела, так как позволяет получить общие сведения о племенной ценности производителей. Однако для получения индивидуальных оценок с достаточной достоверностью возникает необходимость в применении статистических методов, которые позволяют рассчитать степень влияния отца на потомство (индекс производителя), а также коэффициент регрессии, среднюю по признаку матерей и дочерей, разность между этими средними. Индекс производителя определяют на основании сопоставления средних значений признака у дочерей и матерей — $2Д - М$.

В основу индекса производителя положено предположение, что продуктивность потомства (в сравнимых единицах) равна примерно промежуточному (среднему) значению между продуктивностью отца и матери:

$$Д = \frac{О + М}{2}.$$

Если преобразовать формулу, то получим $2Д = О + М$, откуда $О = 2Д - М$. Так, если средняя яйценоскость дочерей производителя $Д = 240$ яиц, а матерей $М = 230$ яиц, тогда индекс производителя $И_{п} = 2 \cdot 240 - 230 = 250$ яиц. Если такого производителя спаривать с самками с яйценоскостью 230 яиц, то в среднем у дочерей можно ожидать яйценоскость

$$Д = \frac{250 + 230}{2} = 240 \text{ яиц.}$$

Преимущество индекса производителя заключается в том, что в этом показателе в большей или меньшей степени сглажено влияние на оценку высокого или низкого уровня развития признака у матерей. Так, от спаривания производителя x_1 с матерями, яйценоскость которых $М_1 = 260$ яиц, получены дочери с яйценоскостью $Д_1 = 250$ яиц, а от спаривания производителя x_2 с матерями с яйценоскостью $М_2 = 220$ яиц, получены дочери с яйценоскостью $Д_2 = 230$ яиц. По приведенным данным второй производитель повысил качество дочерей ($Д - М$) в среднем на 10 яиц, и по обычной оценке он оказался улучшателем, а первый — ухудшателем. Если же этих

производитель
своим наследств
ности они одина

$$И_{x_1} = 250$$

$$И_{x_2} = 220$$

Оказалось, что
результаты только
терях, второй,
отношению к ху
ной оценке так
ду резкого раз
мок, а при испо
с невыравненнос
дается от этой
ности индекса
ствие того, что
определяют из
(генеральная с
ка), остается.

Определени
могает найти
ный минимум,
находиться.

По графич
шетки найдем
Вспомогатель
цу 41. Пользу
сии (суммы к
черям C_d , ма

$$C_d = \sum x^2$$

$$= 561$$

$$= 245.$$

$$C_m = \sum$$

$$= 5$$

$$\sum x_m = 22$$

производителей оценить по индексу, то окажется, что, по своим наследственным задаткам в отношении яйценоскости они одинаковы:

$$I_{x_1} = 2D_1 - M_1 = 2 \cdot 250 - 260 = 240 \text{ яиц};$$

$$I_{x_2} = 2D_2 - M_2 = 2 \cdot 230 - 220 = 240 \text{ яиц}.$$

Оказалось, что первый производитель дал худшие результаты только потому, что был оценен на лучших матерях, второй, наоборот, повысил качество дочерей по отношению к худшим матерям. Следовательно, при обычной оценке таких производителей нельзя сравнивать ввиду резкого различия в уровне продуктивности групп самок, а при использовании индекса недостаток, связанный с невыравненностью матерей, более или менее освобождается от этой ошибки. Однако ошибка репрезентативности индекса производителя, которая возникает вследствие того, что наследственные задатки производителя определяют изучением не всех его возможных дочерей (генеральная совокупность), а только части их (выборка), остается.

Определение ошибки репрезентативности индекса помогает найти его генеральное значение и гарантированный минимум, то есть те пределы, в которых он может находиться.

По графической оценке производителя методом решетки найдем показатели его оценки по яйценоскости. Вспомогательные данные для расчета сведены в таблицу 41. Пользуясь этими данными, найдем вначале дисперсии (суммы квадратов центральных отклонений) по дочерям C_d , матерям C_m и по разностям C_d .

$$\begin{aligned} C_d &= \sum x_d^2 - \frac{(\sum x_d)^2}{N} = 5616475 - \frac{(23695)^2}{100} = \\ &= 5616475 - 5614530 = 1945, \text{ где } \sum x_d = \\ &= 245 \cdot 8 + 240 \cdot 42 + 235 \cdot 31 + 230 \cdot 19 = 23695. \\ C_m &= \sum x_m^2 - \frac{(\sum x_m)^2}{n} = 5324570 - \frac{(23070)^2}{100} = \\ &= 5324570 - 5322249 = 2321. \end{aligned}$$

$$\sum x_m = 225 \cdot 15 + 230 \cdot 35 + 235 \cdot 43 + 220 \cdot 7 = 23070.$$

ТАБЛИЦА 41

Расчет показателей оценки производителя по дочерям и их матерям
(по яйценоскости)

x_D	x_M	Число пар n	$x_D^2 n$	$x_M^2 n$	$x_D - x_M$	$d^2 n$
245	225	1	60 025	50 625	20	400
245	230	3	180 075	158 700	15	675
245	235	4	240 100	220 900	10	400
240	220	1	57 600	48 400	20	400
240	225	6	345 600	303 750	15	1350
240	230	18	1 036 800	952 200	10	1800
240	235	17	979 200	938 825	5	425
235	220	5	276 125	242 000	15	1125
235	225	2	110 450	101 250	10	200
235	230	10	552 250	529 000	5	250
235	235	14	773 150	773 150	0	0
230	220	1	52 900	48 620	10	100
230	225	6	317 400	303 750	5	150
230	230	4	211 600	211 600	0	0
230	235	8	423 200	441 800	-5	200
		100	5 616 475	5 324 570	135	7475

$$C_d = \sum x_d^2 - \frac{(\sum x_d)^2}{N} = 7475 - \frac{(135)^2}{100} =$$

$$= 7475 - 182 = 7293.$$

Затем рассчитаем средние величины признака (яйценоскости): $\bar{x}_D = \sum x_D : N = 23695 : 100 = 237$ и $\bar{x}_M = 23070 : 100 = 231$.

На основе этих величин рассчитаем все показатели оценки производителя:

1. Индекс производителя: $I_n = 2 \cdot \bar{x}_D - \bar{x}_W = 2 \times 237 - 231 = 474 - 231 = 243$;

2. Ошибку репрезентативности индекса производителя:

$$m_n = \sqrt{\frac{2C_D + 2C_d - C_M}{N(N-1)}} =$$

$$= \sqrt{\frac{2 \cdot 1945 + 2 \cdot 7293 - 2321}{100(100-1)}} = \sqrt{\frac{3890 + 14586 - 2321}{9900}} =$$

$$= \sqrt{1,63} = 1,28.$$

3. Гарантированный индекс минимума:

$$I_{\min} = I_{\text{п}} - 2 \cdot m_{\text{п}} = 243 - 2 \cdot 1,28 = 240,4.$$

4. Разность дочь — мать.

$$d = \bar{x}_{\text{д}} - \bar{x}_{\text{м}} = 237 - 231 = 6.$$

5. Ошибку разности средних:

$$m_d = \sqrt{\frac{C_d}{N(N-1)}} = \sqrt{\frac{7293}{9900}} = \sqrt{0,74} = 0,86.$$

Ошибку разности используют для определения критерия достоверности отличия потомков производителя от их матерей и показывает она, во сколько раз выборочная разность больше своей ошибки. Для данного примера

$$t_d = \frac{d}{m_d} = \frac{6}{0,86} = 6,98.$$

При числе степеней свободы $\nu = 100 - 1 = 99$ $t_{st} = (2,0; 2,6; 3,4)$.

Генеральное значение разности может быть больше или меньше того значения, которое получено при оценке на величину удвоенной (или утроенной) ошибки разности:

$$\bar{d} = d \pm 2 m_d = 6 \pm 2 \cdot 0,86, \text{ откуда } \bar{d} = 6 + 1,7 = 7,7 \\ \text{или } \bar{d} = 6 - 1,7 = 4,3.$$

Это значение разности средних между дочерьми и матерями показывает, на какую величину можно ожидать улучшения или ухудшения признака с каждым новым поколением при использовании данного производителя.

6. Коэффициент корреляции

$$r = \frac{C_{\text{д}} + C_{\text{м}} - C_d}{2\sqrt{C_{\text{д}}C_{\text{м}}}} = \frac{1945 + 2321 - 7293}{2\sqrt{1945 \cdot 2321}} = \\ = \frac{-706}{4249} = -0,17.$$

Для $r = -0,17$ предельное значение пар мать — дочь по таблице выборочного коэффициента корреляции равно 133—228—373. Фактическое число пар меньше минимального значения предельного: $100 < 133$. Значит, вы-

борочное значение коэффициента корреляции недостаточно. Следовательно, на основе изученной решетки нельзя определить направление и величину связи дочерей с матерями, а отбор по матерям в потомстве этого производителя будет неэффективным. Для данного случая можно сделать вывод, что производитель оказывает преимущественное влияние на яйценоскость дочерей и является улучшателем.

Оценка производителя методом дочери — сверстницы. При оценке племенной ценности производителя методом дочери — сверстницы сравнивают среднюю продуктивность потомства оцениваемого производителя со средней продуктивностью сверстниц данного стада. Мерой оценки при таком сравнении служит разность средних $d = \bar{x}_д - \bar{x}_с$. Она указывает, насколько дочери оцениваемого производителя превосходят по продуктивности своих сверстниц или насколько уступают им. Основным критерий показателя оценки — достоверность разности между этими средними. Расчет этих показателей приведен в таблице 42.

ТАБЛИЦА 42

Оценка производителя по признаку яйценоскость методом дочери — сверстницы

$x_д$	n	$x_д^2 n$	$x_с$	n	$x_с^2 n$
245	8	480 200	245	5	300 125
240	42	2 419 200	240	15	864 000
235	31	1 111 975	235	25	380 625
230	19	1 005 100	230	10	529 000
—	—	—	225	15	759 375
—	—	—	220	5	242 000
—	—	—	215	10	462 250
—	—	—	210	5	220 500
—	100	5 616 475	—	90	4 757 875

$$\Sigma x_д = 245 \cdot 8 + 240 \cdot 42 + 235 \cdot 31 + 230 \cdot 19 = 23\,695;$$

$$\Sigma x_с = 245 \cdot 5 + 240 \cdot 15 + 235 \cdot 25 + 230 \cdot 10 + 225 \cdot 15 + 220 \cdot 5 + 215 \cdot 10 + 210 \cdot 5 = 20\,675.$$

Рассчитаем средние величины признака (яйценоскости) для дочерей и сверстниц: $\bar{x}_d = \Sigma x_d : N = 23695 : 100 = 237$ и $\bar{x}_c = 20675 : 90 = 230$. Затем находим дисперсии C_d и C_c .

$$C_d = \Sigma x_d^2 - \frac{(\Sigma x_d)^2}{N_d} = 5\,616\,475 - \frac{(23\,695)^2}{100} = 1945.$$

$$C_c = \Sigma x_c^2 - \frac{(\Sigma x_c)^2}{N_c} = 4\,757\,875 - \frac{(20\,675)^2}{90} = 8368.$$

На основании этих данных определяем квадрат ошибки для всего оцениваемого комплекса (σ^2):

$$\sigma^2 = \frac{C_d + C_c}{N_d + N_c - 2} = \frac{1945 + 8368}{100 + 90 - 2} = 54,8.$$

Последним этапом является вычисление разности средних и показателя достоверности ее, которые находят следующим образом:

$$d = \bar{x}_d - \bar{x}_c = 237 - 230 = 7;$$

$$F_d = \frac{d^2}{\sigma^2} \cdot \frac{N \cdot N_c}{N_d + N_c} = \frac{7^2}{54,8} \cdot \frac{100 \cdot 90}{100 + 90} = \frac{49}{54,8} \cdot \frac{9000}{190} = 0,89 \cdot 47,4 = 42,2.$$

Следовательно, дочери оцениваемого производителя превосходят по яйценоскости своих сверстниц на 7 яиц, причем разница достоверна при $P = 0,999$, так как стандартные значения критерия Фишера $F_{st} = (2,0 - 2,6 - 3,4)$.

Оценка производителя методом сравнения его потомства с потомством других производителей. Пользуясь дисперсионным методом, можно сравнить потомство оцениваемого производителя с потомством других производителей данной линии или стада. В этом случае в качестве градаций фактора берут производителей, потомство кото-

рых изучается, а оценку проводят по разности между средним качеством потомства оцениваемого производителя со средним качеством потомков всех других производителей. Достоверность этой разницы показывает, лучше или хуже данный производитель по сравнению с другими. Система расчетов показана в таблице 43.

$$N = \sum n = 731; \quad \sum \sum fx = 42\,835;$$

$$\sum \sum f x^2 = 2\,506\,083; \quad \sum \frac{(\sum f x)^2}{n} = 2\,502\,902;$$

$$C = \sum \sum f_x^2 - \sum \frac{(\sum f_x)^2}{n} =$$

$$= 2\,506\,083 - 2\,502\,902 = 3181;$$

$$v_2 = 731 - 10 = 721; \quad \sigma^2 = \frac{C}{v_2} = \frac{3181}{721} = 4,41;$$

$$N\sigma^2 = 731 \cdot 4,41 = 3223,7.$$

В этих расчетах n — число дочерей у каждого производителя; N — общее число дочерей в выборке; f — число дочерей в классе; \bar{x}_i — средняя величина признака по потомству отдельных производителей; d — разность средних между дочерьми оцениваемого производителя и остальных производителей; $\bar{x}_{\text{ост}}$ — средняя признака по оставшимся производителям; F_i — критерий достоверности разности между средней по дочерям оцениваемого производителя (\bar{x}_i) и средней по потомкам остальных производителей ($\bar{x}_{\text{ост}}$).

После определения основных показателей оценки всех оцененных производителей распределяют в ранжированный ряд по убывающему значению признака. В итоге такой записи производителей располагают в ранговый ряд в соответствии с уровнем продуктивности (табл. 44).

Таким образом, можно сделать вывод, что потомство производителей № 8, № 10, № 5, № 3 и № 1 с различной степенью вероятности будет превосходить по массе яиц потомство остальных оцененных производителей. Что касается производителей № 4 и № 6, у которых разность между средними оказалась недостоверной, то каких-либо прогнозов о качестве их потомства на основании этой оценки делать нельзя.

[illegible]

ТАБЛИЦА 43

Расчет показателей сравнительной оценки потомства производителей между собой (по массе яиц)

Класс по мас- се яиц	Номер производителей									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
65	—	—	1	—	2	—	—	4	—	—
64	2	—	3	—	4	—	—	6	—	1
63	3	—	4	2	5	1	—	3	—	3
62	5	—	5	4	7	3	—	8	1	3
61	6	3	6	5	8	4	—	10	3	4
60	8	5	8	7	10	5	2	15	4	6
59	12	7	15	9	18	8	5	25	6	18
58	14	10	20	15	23	12	8	16	10	14
57	10	18	12	13	16	19	19	10	18	14
56	5	15	13	7	2	6	17	3	18	4
55	2	5	—	1	—	2	8	—	12	—
54	—	3	—	—	—	—	2	—	3	—
<i>n</i>	67	66	77	63	95	60	61	100	75	67
$\Sigma f x$	3 953	3 779	4 562	3 688	5 643	3 490	3 462	5 980	4 275	4 003
$\Sigma f x^2$	233 533	216 565	270 626	216 122	335 641	203 198	196 592	358 092	243 911	231 803
$\frac{(\Sigma f x)^2}{n}$	233 227	216 376	270 283	215 894	335 194	203 002	196 483	357 604	243 675	231 164
$\Sigma \Sigma f x - \Sigma f x$	38 882	39 056	38 273	39 147	37 192	39 345	39 373	36 855	38 560	38 832
$N - n$	664	665	654	668	636	671	670	631	656	664
$x_{ост}$	58,6	58,7	58,5	58,6	58,5	58,6	58,8	58,4	57,8	58,5
x_i	59,0	57,3	59,2	58,5	59,4	58,2	56,7	59,8	57,0	59,7
$d = x - x_{ост}$	+0,4	-1,4	+0,7	-0,1	+0,9	-0,4	-2,1	+1,4	-1,8	+1,2
d^2	0,16	1,96	0,49	0,01	0,81	0,16	4,41	1,96	3,24	1,44
$n(N - n)$	44 488	43 890	50 358	42 084	60 420	40 260	40 870	63 100	49 200	44 488
$F_i = \frac{d^2 n (N - n)}{N \sigma^2}$	2,2	26,7	7,6	0,1	15,2	1,9	55,9	38,3	49,4	19,7

ТАБЛИЦА 44

Ранжированный ряд производителей по массе яиц

Ранг	Номер производителя	Число дочерей	Средняя масса яиц (г) (\bar{x}_i)	Отличие дочерей каждого производителя от среднего уровня остальных
1	8	100	59,8	+1,4
2	10	67	59,7	+1,2
3	5	95	59,4	+0,9
4	3	77	59,2	+0,7
5	1	67	59,0	+0,4
6	4	63	58,5	-0,1
7	6	60	58,2	-0,4
8	2	66	57,3	-1,4
9	9	75	57,0	-1,8
10	7	61	56,7	-2,1

Пробит-метод оценки производителей по качеству потомства. Оценка производителей по качеству потомства наиболее точно отражает истинный генотип особи и является основным элементом племенной работы в птицеводстве. Однако при всех достоинствах этого метода он не учитывает неодинаковый уровень продуктивности потомков разных сроков (партий) вывода птицы. Поэтому результаты оценки производителей, потомки которых имеют отклонения по уровню продуктивности по срокам вывода, могут в значительной степени искажаться из-за невыравненности соотношения числа потомков в партиях. Для устранения этих негенетических различий между партиями птицы можно использовать пробит-метод Фишера.

Теоретическая предпосылка этого метода сводится к масштабированию оценки продуктивности птиц в партии (выводе) в зависимости от средней характеристики и разнообразия особей в данной совокупности. Подобное преобразование с помощью пробитов позволяет представить распределение признака в вариационном ряду не в виде кривой, а в виде прямой линии.

Таким образом, вычисление пробитов позволяет найти нормированное отклонение каждой особи по изучаемому от средней по партии в связи с сезоном или датой вывода. Следовательно, племенная ценность производителя определяется не в целом по всем его потомкам, а в пределах определенных чисел, ограниченных условиями

размножения. То с
честве примера вы
ство которых полу

Оценка петухов

партия 1-мар

живая масса (кг)	число потомков (г)
------------------	--------------------

1,6	5
1,5	7
1,4	10
1,3	6
1,2	2

$\Sigma x f 42,7$ 30

1,6	2
1,5	3
1,4	12
1,3	16
1,2	7

$\Sigma x f 53,7$ 40

По партии
 $\Sigma \Sigma x f = 96,4;$
 $\bar{x} = 1,377$

$$\bar{x}_i = \frac{\Sigma \Sigma x f}{\Sigma \Sigma f}$$

$$\bar{x}_i = 5$$

192

размножения, то есть в сравнении со сверстниками. В качестве примера вычислим пробиты двух петухов, потомство которых получено в разные сроки (табл. 45).

Оценка петухов по качеству потомства пробит-методом

ТАБЛИЦА 45

Сроки вывода цыплят					
партия I—март			партия II — июль		
живая масса (кг)	число потомков (n)	пробит (Y)	живая масса (кг)	число потомков (n)	пробит (Y)
Петух № 36					
1,6	5	6,92	1,6	1	8,02
1,5	7	5,74	1,5	3	7,02
1,4	10	5,14	1,4	10	6,02
1,3	6	4,54	1,3	20	5,02
1,2	2	3,93	1,2	6	4,02
$\Sigma x f 42,7$	30	$\Sigma Y f 161,28$	$\Sigma x f 53,3$	40	$\Sigma Y f 213,8$
Петух № 44					
1,6	2	6,92	1,5	1	7,02
1,5	3	5,74	1,4	2	6,02
1,4	12	5,14	1,3	6	5,02
1,3	16	4,54	1,2	14	4,02
1,2	7	3,93	1,1	2	3,02
$\Sigma x f 53,7$	40	$\Sigma Y f 192,89$	$\Sigma x f 31,1$	25	$\Sigma Y f 111,5$

По партии I $\Sigma \Sigma x f = 96,4; N = 70;$ $\bar{x} = 1,377; \sigma = 0,116.$

По партии II

$\Sigma \Sigma x f = 84,4; N = 65;$ $\bar{x} = 1,298; \sigma = 0,100.$

По петуху № 36:

$\bar{x}_i = \Sigma \Sigma x f : N = 42,7 + 53,3 : 70 = 1,371 \text{ кг};$
 $\bar{Y} = \Sigma \Sigma Y f : N = 161,28 + 213,8 : 70 = 5,36.$

По петуху № 44:

$\bar{x}_i = 53,7 + 31,1 : 65 = 1,305 \text{ кг};$
 $\bar{Y} = 192,89 + 111,5 : 65 = 4,68.$

Первый этап оценки — определение среднего значения изучаемого признака (\bar{x}) и дисперсии (σ) для каждой партии. После этого вычисляют пробиты по формуле $(\bar{x}_i - \bar{x}) : \sigma + 5$. Например, в первой партии пробит особей с живой массой 1,6 кг равен $(1,6 - 1,377) : 0,116 + 5 = 6,92$.

Особь с такой же массой во второй партии имеют пробит выше $(1,6 - 1,298) : 0,100 + 5 = 8,02$. Это связано с тем, что средняя живая масса потомства во второй партии ниже, чем в первой. Аналогичным способом вычисляют пробиты для всех особей.

Сравнение результатов оценки петухов по абсолютным значениям продуктивности и по пробитам показывает, что потомство петуха № 36 превосходит по живой массе потомков петуха № 44 на 5%. Однако если сравнить среднее значение пробитов потомства этих петухов, то это превосходство возрастает до 14,5%. Такое расхождение в двух оценках обусловлено разным числом потомков производителей в отдельных партиях, хотя они различаются между собой по уровню продуктивности. Поэтому простое суммирование данных о продуктивности потомства производителей может привести к неточной оценке их племенных качеств. В связи с этим, если нет возможности провести испытание производителей на одновозрастном потомстве и в одинаковых условиях среды, целесообразно применять пробит-метод. Расчеты свидетельствуют о довольно существенных различиях в уровне продуктивности потомства в связи со сроком вывода, что подтверждается и данными дисперсионного анализа. Применение пробитов повышает наследуемость признаков вследствие элиминации не генетической изменчивости и более четкого выделения доли наследственных факторов в общей изменчивости признака.

ПЛЕМЕННАЯ ПРЕПОТЕНТНОСТЬ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

Генетическая сущность препотентности

При разработке и использовании селекционно-генетических методов выведения высокопродуктивных сочетающихся линий и кроссов птиц разного направления продуктивности важное место занимают методы, позволяющие выявлять наиболее ценных в племенном отношении производителей. Один из показателей племенной ценнос-

Оценка

Для оценки пр...
существует ряд мет...
них имеют те или...
му они не могут...
для использования...
мер, индексы, о...
1) отношение...
тели своих мате...
 $\times 100\%$);

2) регрессия

3) улучшаю

4) 2Д — М

5) $V \frac{\sum (D_h - \bar{D})^2}{\sum (D_h - \bar{D})^2}$

ти производителей — их препотентность. Под ней подразумеваются способность производителей влиять на развитие своего потомства в строго определенном направлении.

С генетической точки зрения, препотентность производителей обусловлена двумя предпосылками:

1) определенным соотношением у них доминантных и рецессивных генов, а также гомозиготности и гетерозиготности по важнейшим из таких генов;

2) наличием или отсутствием наследственно обусловленной комбинационной способности, которая зависит от аддитивного эффекта генов при всевозможных комбинациях (общая комбинационная способность) или определяется отклонениями от аддитивного эффекта генов, обусловленными доминированием и взаимодействием генов (специфическая комбинационная способность).

Показателем комбинационной способности служит продуктивность гибридов, а показателем препотентности — способность производителей в большей или меньшей степени передавать свои ценные качества потомству.

Оценка препотентности производителей

Для оценки производителей по их препотентности существует ряд методов. Однако в основе своей многие из них имеют те или иные существенные недостатки. Поэтому они не могут быть непосредственно рекомендованы для использования в племенном птицеводстве. Например, индексы, определяемые следующими методами:

1) отношение числа дочерей, превосходящих показатели своих матерей, к общему числу дочерей $\left(\frac{D_{\text{прев}}}{D_{\text{общ}}} \times 100\% \right)$;

2) регрессия дочерей по матерям $\left(\frac{D - MR}{1 - R} \right)$;

3) улучшающий эффект производителя $\left(\frac{D}{M} \cdot 100\% \right)$;

4) $2D - M$;

5) $\sqrt{\frac{\sum (D_k - M_k)^2}{\sum (D_s - M_s)^2}}$,

где D_k, D_s — продуктивность дочерей, имеющих показатели ниже и выше матерей; M_k, M_s — продуктивность матерей, имеющих показатели ниже и выше дочерей. Эти показатели характеризуют лишь превышение качества дочерей над качеством матерей производителей, но не указывают, с какой силой производитель влияет на качество их потомства.

Вследствие этого использование в селекционной практике таких индексов не способствует получению какого-либо дополнительного эффекта, поскольку они не учитывают генетическую структуру стада и другие условия, которые необходимо учитывать при оценке производителей по качеству потомства. Кроме этого, абсолютные или относительные показатели превышения продуктивности дочерей производителей над продуктивностью матерей, полученные с помощью таких индексов, мало что дают нового в сравнении с обычной арифметической разницей дочери — матери. А использование метода 2Д—М для определения индекса препотентности предусматривает одинаковую долю наследуемости со стороны отца и матери, что не всегда подтверждается селекционной практикой.

Другие методы определения препотентности характеризуют производителя с какой-либо одной стороны. Так, методы изучения препотентности с помощью коэффициента изменчивости показателей продуктивности дочерей (C_v) характеризуют однородность потомства производителя в сравнении с другим, но не в сравнении с матерями, что восполняет индекс, полученный методом, в основе которого лежит отношение лимитов изменчивости продуктивности матерей к лимиту изменчивости продуктивности дочерей $\left(\frac{\lim M}{\lim D} \right)$.

При этом предполагается, что чем больше величина этого отношения, тем более препотентный производитель.

Препотентность, определенная величиной корреляции дочери — матери, по своей идее более близка к характеристике препотентности производителя, но практически коэффициенты корреляции дочь — мать в потомстве отдельных производителей изменяются от положительной до отрицательной величины в зависимости от возраста птицы, сезона или года. Степень влияния на корреляционное отношение дочь — мать условий внешней среды

в значительной степени зависит от природы признака. Предполагается, что чем выше коэффициент корреляции дочери — матери, тем ниже препотентность производителей, и, наоборот, чем ниже корреляция дочери — матери, тем она выше.

Следовательно, для определения препотентности производителей наибольшее предпочтение можно отдать методам корреляции дочь — мать и коэффициенту изменчивости. Первый дает возможность установить степень влияния производителя на наследуемость признака, а второй — однородность потомства по селекционируемому признаку. Использование этих методов упрощается тем, что коэффициенты изменчивости и корреляции можно получить всегда при обработке данных племенного учета на вычислительных машинах без дополнительных затрат.

В этой связи представляет большой интерес изучение фенотипических и генотипических корреляций между показателями продуктивности в потомстве дочерей отдельных производителей. Так, по генетической корреляции можно определить влияние производителя на наследуемость связи признаков его дочерей.

В работе по селекции яичных линий и кроссов кур в учхозе ТСХА «Муммовское» мы определили препотентность производителей.

При этом для расчета индекса была предложена следующая формула:

$$I = \sqrt{\frac{\sum x_d \cdot \frac{n}{N}}{(\sum x_{m_i} n_{d_i})r}}$$

где x_d — продуктивный признак дочерей петуха; n — число дочерей петуха, превосходящих продуктивность своих матерей; N — общее число дочерей петуха; x_{m_i} — продуктивный признак i -той матери; n_{d_i} — число дочерей сибсов i -той матери; r — коэффициент корреляции мать — дочь.

Расчет основан на сравнении изучаемого показателя продуктивности дочерей и матерей с учетом числа дочерей, превосходящих по продуктивности своих матерей, к общему числу дочерей петуха и корреляционного отношения дочь — мать.

В качестве примера проведен расчет индекса препотентности петуха № 3714 по признаку яйценоскость (табл. 46).

ТАБЛИЦА 46
Расчет индекса препотентности петуха № 3714

Матери		Яйценоскость дочерей (x_{D_i}) (шт.)	n_{D_i}	Σx_{D_i}	$x_{M_i} n_{D_i}$	$\frac{n}{N}$	$r_{D/M}$
Номер	Яйценоскость (шт.) (x_{M_i})						
0375	205	231—193—242—197	4	863	820		
0252	207	226—222—198—217	4	863	828		
0405	224	193—187—232—187	4	799	896		
0489	201	227—208—245	3	680	603		
0611	209	179—229—223—217— —212—212	6	1272	1254		
0340	222	208—212	2	420	444		
0654	210	221—213—194—233—205	5	1036	1050		
0282	217	203—189—228—219—240	5	1079	1085		
0415	213	201—217—223—207—224	5	1072	1065		
0373	205	197—211—208—193	4	809	820		
			$N=42$	8923	8865	0,59	0,11

$$I = \sqrt{\frac{8923 \cdot 0,59}{8865 \cdot 0,11}} = \sqrt{\frac{5264,6}{975,1}} = \sqrt{5,4} = 2,32.$$

Ранговое распределение полученного индекса препотентности имеет при этом прямой характер, то есть чем больше дочерей превосходит по продуктивности своих матерей и чем ниже корреляция дочь — мать, тем выше препотентность производителя. Следовательно, чем выше препотентность производителей, тем сильнее их влияние на качество потомства и лучше сочетаемость родительских пар, и, наоборот, при высокой положительной корреляции дочь — мать и незначительном превосходстве по показателям продуктивности дочерей над матерями или отсутствии его препотентность производителей низка (в этом случае на развитие потомства преимущественное влияние оказывает материнский организм).

Изучение препотентности показало, что петухи, используемые в семейно-гнездовых спариваниях не в равной степени, оказывают влияние на развитие признаков

Индекс препотентности по

номер петуха	Линия Г		значение
	яйценоскость		
	Д	М	

3714	212	211	2,3
3735	210	197	3,4
3899	211	206	1,7
3750	205	205	1,1
3728	222	199	3,9
3760	204	198	3,3
3726	218	212	1,8
3706	208	215	1,0
3794	208	188	6,9
3784	205	201	2,0

у своего потомства. Линии Г и Б московской породы кур имеют значительное — 0,93, что соответствует отношению 1 и 10 при спаривании 208 и 215 и матерей. В тех случаях, когда корреляция равна, значение индекса равно единице. Из опыта видно, что 80% оказывали влияние на развитие потомства при спаривании. Таким образом, можно судить о значении препотентности производителей. Из полученных сведений можно сделать вывод, что более эффективными в селекционной работе являются петухи с высокой препотентностью в различных формах проявления.

ТАБЛИЦА 47

Индекс препотентности петухов линий Г и Б московских кур
по яичной продуктивности

Линия Г					Линия Б				
номер петуха	яйценоскость		значение индекса	ранговое распре- деление	номер петуха	яйценоскость		значение индекса	ранговое распре- деление
	Д	М				Д	М		
3714	212	211	2,32	6	3779	220	216	1,18	9
3735	210	197	3,41	3	3770	219	202	5,80	1
0899	211	206	1,75	8	3762	218	200	4,14	4
3750	205	205	1,16	9	3738	208	205	5,65	4
3728	222	199	3,95	2	3776	215	217	0,93	10
3760	204	198	3,34	4	3743	213	200	2,84	5
3726	218	212	1,84	7	3779	212	215	1,61	7
3706	208	215	1,07	10	3778	210	209	1,52	8
3794	208	188	6,93	1	3707	210	202	3,79	3
3784	205	201	2,62	5	3722	210	200	2,24	6

у своего потомства. Так, индекс препотентности петухов линий Г и Б московских кур (табл. 47) по яичной продуктивности имеет значения: максимальное — 6,9 и минимальное — 0,93, что соответствует ранговому распределению 1 и 10 при яйценоскости дочерей соответственно 208 и 215 и матерей — 188 и 217 яиц за 500 дней жизни. В тех случаях, когда продуктивность матерей и дочерей равна, значение индекса препотентности приближается к единице. Из общего числа петухов линий Б и Г около 80% оказывали преимущественное влияние на развитие у потомства признака яичной продуктивности. Таким образом, можно сделать вывод, что применение индексов препотентности при определении общей племенной ценности производителей дает возможность получать дополнительные сведения о наследственности производителей и более эффективно вести селекцию на комбинационную способность в линиях, используемых в качестве родительских форм при гибридизации.

РОЛЬ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОТИПА И СРЕДЫ ДЛЯ ПРАКТИКИ ПТИЦЕВОДСТВА

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОТИП — СРЕДА У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПТИЦ

Развитие птицеводства на промышленной основе выдвигает перед селекционерами задачу создания новых, высокопродуктивных линий и кроссов птиц, хорошо приспособленных к условиям интенсивного разведения и содержания. В связи с этим в генетике животных много внимания уделяется изучению взаимодействия генотип — среда. Это связано с тем, что различные популяции птиц, находясь в неодинаковых условиях внешней среды, на протяжении многих поколений в процессе адаптации закрепляли признаки, способствовавшие увеличению жизнеспособности организмов именно в данных условиях, и освобождались от тех, которые мешали приспособляемости организмов к этим условиям.

Поскольку известно, что каждый признак особи обусловлен совершенно определенными генами, то понятно, что в процессе адаптации популяции увеличивается число индивидуумов, у которых в генотипе содержится максимальное количество благоприятных генов и уменьшается число особей, несущих другие (нежелательные) гены, через различия в их плодовитости и жизнеспособности. Следовательно, особи, которые по генотипическим причинам плохо приспособляются к условиям внешней среды, дадут меньшее число потомков, что будет приводить к постепенному снижению их численности, в результате чего уменьшится количество генов, которые не обеспечивают организму хорошую приспособленность к данным условиям.

В других экологических условиях в популяции закрепляются и элиминируются другие гены. В связи с этим особи внутри одной популяции более сходны между собой, чем особи разных популяций. Необходимо отметить,

что однообразие особей одной популяции только кажется при поверхностном ее изучении и относится оно к некоторым типичным адаптивным признакам и свойствам организмов данной популяции, ■ при более детальном анализе часто обнаруживается достаточно большое генотипическое разнообразие особей по многим качествам.

Поэтому под взаимодействием генотип — среда понимается специфичность поведения породы, линии или отдельных генотипов ■ разных условиях среды. Интенсивная форма содержания создает для птицы условия, существенно отличающиеся от экстенсивных и природных, к которым птица адаптировалась в результате длительного эволюционного развития. Однако и при интенсивной системе содержания поведение животных определяется многими врожденными свойствами и инстинктами. Не учитывать этого — значит создавать стрессовые ситуации, оказывающие влияние не только на поведение птицы, но и на ее продуктивность. Поэтому важно знать реакцию птицы, ее привычки и возможности приспособляемости к разным условиям внешней среды, чтобы по возможности полнее использовать эти факторы на разных этапах технологического процесса. Один из важнейших факторов, имеющих решающее значение для успешного производства яиц и мяса птицы, — оптимальный микроклимат, основными параметрами которого считают температуру, состав воздуха, его влажность и световой режим.

Отсутствие приемов, позволяющих предсказать, какие состояния родительских пар дадут желательные результаты ■ данных условиях среды, вызывает необходимость решать этот вопрос эмпирически, методом проб и ошибок. Выявление взаимодействия генотип — среда и является теоретической предпосылкой для организации конкурсных испытаний сочетаемости родительских пар не в одном, а во многих местах, различающихся по природно-экономическим условиям. Это, несомненно, трудоемкая работа, на проведение которой требуется довольно много времени.

Однако совершенно очевидно, что при решении проблемы взаимодействия генотип — среда нельзя ограничиваться лишь генетическими предпосылками, так как на следственные факторы — лишь задаток. Реализация этих факторов в значительной степени определяется условия-

ми жизнь. В свою очередь, проявление гетерозиса обусловлено не только наследственностью, привнесенной в зиготу родителей, но и средой, в которой потомство будет расти и развиваться.

Поэтому эффективное использование гетерозиса подразумевает не только подбор для скрещивания хорошо сочетающихся родительских пар, но и создание для потомства соответствующих условий кормления и содержания.

Причины генетической резистентности организмов к условиям внешней среды во многом еще не ясны. Однако исследования показывают, что устойчивость к пуллорозу у цыплят зависит от того времени, которое необходимо для достижения у них нормальной температуры тела взрослой птицы ($41-42^{\circ}\text{C}$). Имеется в виду, что температура тела цыплят перед выводом зависит от температуры окружающей среды. Через день после вывода она достигает в среднем $39,4^{\circ}\text{C}$. Суточные цыплята погибают при температуре тела около $15,5^{\circ}\text{C}$, в возрасте 10 дней — при 20°C . Медленно повышаясь с возрастом, летальная для цыплят температура тела доходит примерно до 22°C . Верхняя граница летальной температуры колеблется около 47°C . До двух недель жизни зона термонеutralи цыплят не превышает $1-2^{\circ}\text{C}$ и находится в пределах 35°C .

У цыплят легких пород (белый леггорн, русские белые) температура тела повышается значительно быстрее, чем у цыплят тяжелых пород (плимутрок, корниш). Установлено, что у цыплят из семейств с высокой температурой тела в первую неделю жизни смертность была значительно ниже, чем у тех, которые происходили из семейств, характеризующихся более низкой температурой тела.

Устойчивость к заболеваниям представляет собой по существу количественный признак. Поэтому усилить его можно теми же методами, которые применяют по отношению к другим количественным признакам с соответствующей наследуемостью. Для этого отбирают особей или целые семейства с высокой устойчивостью. Так обстоит дело, например, с лейкозом и болезнью Марска у кур. Поскольку доказано, что устойчивость к этим болезням частично обусловлена генетически, то с помощью соответствующих методов отбора ее можно значительно повысить.

Выше было от
на различные
и эти измене
чину, то тогда
сложных физиоло
ого и способного
находятся
вместительны к
вшающим гормо
зводительные ф
внешние воздейст
еще не говорит о
одних особей ст
одержания (пер
тах — из-за неуд
одержания, мик
того обращения.

Рассматривая
мо отметить, что
усиление приспособ
виям внешней
качеств, как пло
популяцию начи
в направлении к
достаточно жестк
организмов в бо
внешней среды
ленности геноти

Необходимо
естественный от
всегда совмести
дуктивных живо

В связи с эт
ства необходим
полезным при
бам, которые п
лучше приспособ
этому те физи
ются у современ
клеточном сод
семенников, но
ная конституци
му, что такие
условиям вне

Выше было отмечено, что особи по-разному реагируют на различные изменения условий внешней среды, но если эти изменения превышают какую-то пороговую величину, то тогда могут произойти глубокие нарушения сложных физиологических процессов, которые у здорового и способного к нормальной продуктивности животного находятся в равновесном состоянии. Особенно чувствительны к неблагоприятным условиям среды, нарушающим гормональное равновесие организма, воспроизводительные функции. Вызывающие эти нарушения внешние воздействия часто называют стрессовыми, что еще не говорит о причинах, вызвавших это воздействие. У одних особей стресс может быть вследствие изменения содержания (перевод с напольного на клеточное), у других — из-за неудовлетворительных условий кормления, содержания, микроклимата внутри помещения или грубого обращения.

Рассматривая организм как единое целое, необходимо отметить, что естественный отбор направлен всегда на усиление приспособляемости популяции к данным условиям внешней среды, особенно в отношении таких качеств, как плодовитость и жизнеспособность. Когда на популяцию начинает действовать искусственный отбор в направлении каких-то продуктивных признаков, то недостаточно жесткий отбор в отношении жизнеспособности организмов в более или менее изменяющихся условиях внешней среды может привести к ухудшению приспособленности генотипов к этим условиям.

Необходимо учитывать, что в большинстве случаев естественный отбор наиболее жизнеспособных особей не всегда совместим с искусственным отбором более продуктивных животных отдельных линий или пород.

В связи с этим для сохранения гармонического единства необходимо при селекции птицы по хозяйственным полезным признакам преимущество отдавать тем особям, которые при высоких показателях продуктивности лучше приспособляются к новым условиям жизни. Поэтому те физиологические изменения, которые встречаются у современных высокопродуктивных птиц при их клеточном содержании (гипертрофия гребня, атрофия семенников, искривление киля грудной кости, ослабленная конституция, кисты яичников), можно отнести к тому, что такие генотипы недостаточно приспособлены к условиям внешней среды. Следовательно, можно с

уверенностью делать вывод о том, что с повышением интенсивности племенной работы особое значение приобретает создание соответствующих условий среды на этих этапах, включая выращивание молодняка и содержание взрослой птицы.

Следует отметить, что особи с высокой продуктивностью, которая связана с исключительно сильной физиологической нагрузкой на основные жизненно важные органы, в большинстве случаев менее устойчивы к изменениям условий окружающей среды, чем особи с продуктивностью, приближающейся к популяционной средней. Конечно, в естественных условиях такие индивидуумы не сумели бы выжить. Однако в условиях интенсивного птицеводства, когда можно создавать определенные условия кормления выдающимся особям в условиях регулируемого микроклимата, создаются максимальные возможности для развития и продуцирования тем особям, которые в неудовлетворительных условиях среды либо не могут существовать, либо не в состоянии полностью проявить задатки высокой продуктивности. Поэтому необходимо создавать животным такие условия существования, чтобы не нарушался процесс улучшения стада.

Любая форма искусственного отбора должна сопровождаться соответствующими улучшениями условий среды.

Отбор в сочетании с улучшением условий среды сводит до минимума противоположный эффект возможного естественного отбора. Иначе он может действовать в направлении исключения из стада менее приспособленных высокопродуктивных птиц. Такие случаи хорошо известны в животноводстве, несмотря на то, что роль окружающей среды в процессе селекции еще полностью не изучена. В некоторых случаях одинаковые изменения факторов внешней среды приводят к аналогичным фенотипическим изменениям определенных признаков у особей с разными генотипами. В то же время в других условиях и особенно при селекции по признакам с низкой наследуемостью установлено взаимодействие генотип — среда.

Следовательно, одна и та же разница в условиях внешней среды по-разному влияет на различные генотипы, то есть вызывает у одних генотипов большее изменение признака, а у других — меньшее. Такое взаимодействие приводит к изменению рангов генотипических зна-

чений, оцененных на основе фенотипических значений, если оценка проводится в разных условиях внешней среды. Поэтому, при селекции необходимо создавать такие условия среды, при которых животные существуют и могут проявлять максимально в фенотипическом выражении экономически важные признаки. В этом случае достигается максимальный эффект селекции.

В практике племенной работы часто оценку и отбор птиц разных групп проводят на основании результатов, полученных в разных условиях внешней среды. В качестве примера можно привести факты, когда селекцию кур ведут в условиях напольного содержания, а продуктивных гибридов содержат в клетках.

Кроме того, отбор племенных животных часто ведут в лучших условиях внешней среды, чем это предусмотрено для потомков этих птиц. Между тем опыты показывают, что более высоких результатов селекции можно ожидать при проведении ее в относительно неблагоприятных условиях или в условиях, аналогичных тем, в которых животные будут давать продукцию. Это относится и к испытаниям птицы на контрольных станциях, где условия обычно лучше, чем в хозяйствах, что надо учитывать при окончательной оценке продуктивности птицы исходных линий и гибридов. Однако максимальные результаты продуктивности, полученные на контрольных станциях в оптимальных условиях, могут служить критерием для теоретического обоснования создания подобных условий в племенных и товарных хозяйствах.

Во всех остальных случаях необходимо стремиться к тому, чтобы условия содержания птицы в племенных хозяйствах максимально приближались к условиям содержания в других категориях хозяйств. Разная реакция одних и тех же генотипов одной породы или линии на изменяющиеся условия среды обусловлено тем, что развитие организма управляется генами, которые могут нормально функционировать только в определенных условиях.

Поскольку развитие всего организма и отдельных признаков — результат взаимодействия генотипа и условий среды и поскольку наследуется не сам признак, а норма реагирования, определенный тип реакции, то фенотипическое значение большинства признаков обуславливается в значительной мере окружающей средой, в которой животное продуцирует.

Различные колебания в уровне кормления, содержания, микроклимата сказываются в той или иной степени в каждом поколении птиц на изменчивости признаков. При этом одни из этих условий способствуют развитию определенных признаков, другие, наоборот, угнетают их. В целом же по группе создается значительная паратипическая изменчивость, в результате чего увеличивается или уменьшается общее фенотипическое разнообразие признаков, измеряемое фенотипической вариансой. Следует отметить, что неблагоприятные условия содержания и кормления в первую очередь оказывают влияние на высокопродуктивных животных. Этим можно объяснить снижение фенотипического разнообразия селекционируемого признака в плохих условиях кормления и содержания, потому что гены, контролирующие его развитие, не могут реализовать всех своих возможностей, что приводит к выравниванию значения признака у высокопродуктивных и низкопродуктивных особей. При благоприятных условиях, наоборот, гены, ответственные за высокое проявление признака, способствуют максимальному его развитию, что удается фиксировать при отборе.

Однако каждый признак по-разному реагирует на изменяющиеся условия среды. Например, установлено, что отдельные органы, ткани и признаки в разные периоды индивидуального развития организмов растут и развиваются с неодинаковой интенсивностью. Поэтому знание этого обстоятельства имеет важное практическое значение для установления эмбрионального и постэмбрионального развития организма, особенно при оценке и отборе молодняка в раннем возрасте.

Для селекции не меньшее значение имеет взаимодействие генотипа со средой, возникающее в результате колебаний в отдельные годы условий кормления, содержания, культуры производства, различных инфекционных заболеваний, которым могут подвергаться все виды птиц.

Иногда при сравнении продуктивности разных групп животных, находящихся в различных условиях среды, не удается наблюдать взаимодействия генотип — среда. Это обычно отмечается при сравнении групп, незначительно различающихся по уровню продуктивности или условиям кормления, как в период выращивания, так и в период продуцирования. Поэтому значительное взаимодействие тем вероятнее, чем большее разнообразие ге-

...илов в ста
...и. Интересные
...ей работе и
...Нордского и
...то по таким
...яйценоскость,
...воспроизводит
...хов и кур в р
...объяснить вза
...время для так
...кур и основны
...яиц, взаимодей
...лать вывод о
...как живая ма
...ным испытани
...оценивать пти
...рых ее будут и

Проблема
...исключительно
...чение. С ней
...ний условий
...генетическому
...реляции в оц
...отбора генети
...приспособлен
...ским условиям
...Поскольку
...что в изменен
...ском отношен
...по-разному, т
...вия, в каких
...племенных х
...прогресс и со
...ние продукт
...целом.

приспосо

В практи
...ствие искус
...ным при вы
...Иногда при

нотипов в стаде и чем сильнее различаются условия жизни.

Интересные данные по этому вопросу получены в нашей работе и в исследованиях Х. Ф. Кушнера, Хилла и Нордскога и Абпланалпа с сотрудниками. Установлено, что по таким признакам, как живая масса молодняка, яйценоскость, жизнеспособность, половая скороспелость, воспроизводительные качества, племенная оценка петухов и кур в разных условиях не совпадала. Это можно объяснить взаимодействием генотип — среда. В то же время для таких признаков, как живая масса взрослых кур и основные показатели, характеризующие качество яиц, взаимодействия не наблюдалось. Это позволяет сделать вывод о возможности оценивать такие признаки, как живая масса взрослых кур и качество яиц, по данным испытания в одном стаде. По остальным признакам оценивать птицу нужно только в таких условиях, в которых ее будут использовать.

Проблема взаимодействия генотипа и среды имеет исключительно важное теоретическое и практическое значение. С ней связаны ряд вопросов, установление влияний условий жизни на распределение животных по их генетическому достоинству, на характер и степень корреляции в оценке племенных особей, на эффективность отбора генетически лучших особей, программу отбора, приспособленность различных пород, линий к экологическим условиям и др.

Поскольку генетико-селекционные опыты показали, что в измененных условиях жизни различные в генетическом отношении животные реагируют на новые условия по-разному, то очень важно правильно выбрать те условия, в каких лучше всего производить оценку и отбор племенных животных, чтобы обеспечить генетический прогресс и совершенствование линий, а также повышение продуктивных качеств товарного птицеводства в целом.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА ПТИЦЫ К ФАКТОРАМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

В практике птицеводства не редки случаи, когда действие искусственного отбора становится малоэффективным при высоких значениях генотипических вариаций. Иногда причины этого явления объясняют сцеплением

между желательными и нежелательными генами. Если удастся такое сцепление разрушить кроссинговером, то прогресс в улучшении селекционируемого признака вновь возможен.

Сам факт сцепления можно объяснить стремлением организмов популяции поддерживать генетическое равновесие или такое соотношение между генами, которое благоприятно для жизни особей данной популяции в конкретных условиях внешней среды.

Всякое отклонение от генетического равновесия, в том числе вызываемое односторонним отбором, при котором меняется взаимоотношение между генами разных локусов, а также соотношение между генотипом в целом и внешней средой, чаще всего приводят к отрицательным результатам; понижению жизнеспособности, плодовитости и других жизненно важных свойств, несмотря на то, что удельный вес селекционируемых признаков увеличивается.

Теория генетического равновесия дает возможность понять явления, когда при достижении путем отбора значительных результатов продуктивности одновременно наблюдаются и отрицательные последствия, выражающиеся в основном в снижении плодовитости и устойчивости против различных неблагоприятных условий внешней среды.

Однако иногда селекционеру удастся, например, при длительном отборе по признаку яйценоскости кур избегать неблагоприятных последствий, хотя результат отбора значителен и уже наблюдается снижение эффективности отбора. В этом случае мы, по-видимому, имеем дело с комплементарным действием генов, что позволяет сохранять системы генетического равновесия популяции, так как и клетки, и организм в целом обладают способностью приспосабливаться к изменяющимся факторам внешней среды.

Вследствие этого реализация генотипа изменчива и протекает в соответствии с условиями среды. Это свойство генотипа определенной особи выражает норму реакции возможной изменчивости, то есть генотип определяет число возможных фенотипов при различных условиях среды. Например, если курам яичного направления продуктивности создать оптимальные условия содержания и кормления, то их средняя яйценоскость повысится. Если же в подобных условиях содержать кур мясного направ-

ления продук
меньшей степ
чества и жива
Приспособ
ляются тем.
мости как от
характера вли
но, исходя из
ме реакции ге
по повышению
желательных
развитием орг
При изучен
ления развити
явить те услов
ся генотипиче
Иначе может
ме реакции ге
позволил воз
ды (кормление
самым измени
его и соответст
разом, знание
внешней сред
птиц дает возм
широких преде
Генотип, с
или искусствен
приспособлен
в которой осу
торы внешней
вольно широки
создает специ
способления. Т
другие, приспо
температуры,
(клеткам разн
ния).
Способност
дуальном раз
щей среды
ческой.
Генетическ
ственно детер

ления продуктивности, то их яйценоскость увеличится в меньшей степени, но значительно улучшатся мясные качества и живая масса.

Приспособительные возможности организмов определяются тем, что действие гена осуществляется в зависимости как от генотипической среды (генотипа), так и от характера влияния условий внешней среды. Следовательно, исходя из генетических знаний о наследственной норме реакции генотипов, можно практически решать задачи по повышению продуктивности птицы путем создания желательных генотипов и управления индивидуальным развитием организмов.

При изучении влияния внешних факторов для управления развитием организмов следует прежде всего выявить те условия, в которых наиболее полно реализуются генотипические возможности каждого организма. Иначе может создаваться неполное представление о норме реакции генотипа. Научный подход к этому вопросу позволил воздействовать различными факторами среды (кормлением, светом и др.) на организм птицы и тем самым изменить направление физиологических функций его и соответственно повысить продуктивность. Таким образом, знание характера действия различных факторов внешней среды на реализацию определенных генотипов птиц дает возможность управлять онтогенезом в довольно широких пределах.

Генотип, сложившийся под действием естественного или искусственного отбора, определяет наследственную приспособленность организма к условиям внешней среды, в которой осуществляется его онтогенез. Но так как факторы внешней среды разнообразны и изменчивы в довольно широких пределах, то в процессе эволюции отбор создает специальные механизмы индивидуального приспособления. Так, организмы одного генотипа лучше, чем другие, приспособляются к понижению или повышению температуры, к условиям интенсивного содержания (клеткам разной конструкции, системе и уровню кормления).

Способность организма приспособляться в индивидуальном развитии к меняющимся условиям окружающей среды может быть генетической и фенотипической.

Генетическая адаптация представляет собой наследственно детерминированное в результате отбора приспособ-

собление организма к конкретным условиям внешней среды.

Фенотипическая адаптация хотя и не сопровождается наследственными изменениями, тем не менее ограничена в своих пределах нормой реакции генотипа. Как генетическая, так и фенотипическая адаптация могут затрагивать отдельные ткани (клеточная) или организмы в целом. Примером клеточной адаптации может быть кислородное голодание в условиях недостаточного воздухообмена, когда в организме птиц происходит увеличение числа эритроцитов и изменение биохимических процессов в клетках. Подобные явления часто наблюдаются у отдельных особей, что можно объяснить существованием физиологических механизмов, обеспечивающих сохранение постоянства внутренней среды организмов.

Мобилизация защитных свойств организмов против действия различных факторов внешней среды — одно из важных приспособительных свойств организмов, которое у разных особей проявляется в большей или меньшей степени. Задача селекционера всегда состоит в том, чтобы выявить особей с наиболее высокими адаптивными свойствами, что позволит создать популяции для конкретных условий внешней среды.

Важное значение для практики племенного птицеводства имеет и взаимодействие генотипа и среды, выражающееся в поведении особей, поскольку поведение особей — это интегральное выражение процесса приспособления организма в индивидуальном развитии к динамике внешней среды и физиологического состояния организма.

В поведение включаются наследственные и приобретенные реакции организмов на внешнюю среду. Наследственные нормы реакции организма на среду генетически детерминированы, а приобретенные реакции поведения создаются в течение индивидуального развития. При этом наследственная реакция поведения является консервативной формой приспособления организма к среде, так как она целиком наследственно фиксирована. Поэтому в процессе онтогенетической адаптации особей возникает принципиально иной физиологический механизм — механизм индивидуального приспособления через выработку условного рефлекса в течение жизни животного. В разной мере этот механизм адаптации свойствен всем животным. Совпадение во времени действия факторов среды, вызывающих наследственно закрепленные

реакции, и индивидуальное развитие усл
рефлексам индивидуальной среды.
гут адекватно реагировать на условия

Сама возможность рефлекса определяется одним и тем же фактором, который вырабатывается с определенной скоростью, которую определяют все конкретные условия. Рефлексы быстро вырабатываются и быстро исчезают.

Под влиянием условий жизни в осуществлении рефлексов, как у одних, так и у других особей, формируются различные поведенческие реакции. Поэтому имеют значение в поведении рефлексов, как у одних, так и у других особей, формируются различные поведенческие реакции. Поэтому имеют значение в поведении рефлексов, как у одних, так и у других особей, формируются различные поведенческие реакции.

Выработка рефлексов из гетерогенной среды в ряду поколений — это процесс, который зависит от генотипа, условий жизни и индивидуальных особенностей. В качестве примера можно привести реакцию на условный раздражитель, который создается в условиях жизни. В качестве примера можно привести реакцию на условный раздражитель, который создается в условиях жизни.

Исследования показывают, что у разных пород, линий и групп животных характерны различные реакции на условия жизни. Это связано с тем, что у разных пород, линий и групп животных характерны различные реакции на условия жизни.

реакции, и индифферентных раздражителей ведет к образованию условных рефлексов. Благодаря условным рефлексам индивидуумы дифференцируют среду ■ могут адекватно реагировать на изменение факторов внешней среды.

Сама возможность образования у особей условного рефлекса определяется генотипом. При этом организмы одного и того же вида, но разных генотипов способны вырабатывать разные условные рефлексы и с различной скоростью, которые формируются с момента рождения на все конкретные раздражители внешней среды и воспринимаются рецепторами животных. Так, у кур довольно быстро вырабатываются условные рефлексы на время раздачи корма, на способы скармливания корма и поения.

Под влиянием генотипа, определяющего норму реакции ■ осуществлении безусловных рефлексов у разных особей, формируются сложные жизненные стереотипы. Поэтому имеются основания полагать, что отбор в направлении повышения приспособительных свойств организмов осуществляется путем расширения роли условных рефлексов, как наиболее активной и прогрессивной формы адаптации индивидуумов. В ряде случаев могут быть явления, имитирующие наследственное закрепление определенного условного рефлекса в ряду поколений по принципу стабилизирующего отбора.

Выработка одного и того же типа реакции у особей из гетерогенной популяции при сохраняющихся условиях в ряду поколений может привести к отбору определенного генотипа, которому характерен данный тип условной реакции. В качестве примера можно привести отбор цыплят и индюшат-бройлеров по признаку отсутствия намылов в условиях клеточного содержания, что привело к созданию линий, приспособленных к этим условиям. Таким образом, отбор оказался следствием появления генетически детерминированных особей к содержанию ■ измененных условиях среды — смена напольного содержания на клеточное.

Исследования, проведенные в этом направлении, показывают, что норма реакции организма у различных пород, линий и индивидуумов птиц различна. Так, для кур разных пород (леггорн, корниш, род-айланд и др.) характерен определенный тип реакций на действие факторов внешней среды. При скрещивании норма реакции

наследуется у гибридной птицы различным образом. Поэтому испытания продуктивных качеств гибридной птицы необходимо проводить в тех условиях, для которых она предназначена.

Следует отметить, что для изучения поведения птицы, определяющего взаимодействие генотипа и внешней среды, необходимо исследовать не сам процесс поведения, а те сложные биохимические явления, которые его определяют. Таких исследований до настоящего времени пока проведено мало. Поэтому изучение генетической детерминации поведения индивидуумов представляет значительный интерес для селекционной практики.

Можно с уверенностью сказать, что процесс совершенствования сельскохозяйственных птиц осуществляется при непосредственном взаимодействии организма с внешними факторами среды через искусственный отбор отдельных особей, обладающих адаптивными свойствами и высоким уровнем продуктивности в данных условиях среды. Вот почему условия внешней среды, в которых проводится отбор, накладывают существенный отпечаток на его результаты. Отбором в разных условиях были выделены особи с неодинаковым проявлением селекционируемого признака, с иной нормой реагирования, то есть другие генотипы. Не подлежит сомнению, что при высокой наследственной гетерогенности популяций в племенной работе с птицей разных видов в изменяющихся условиях среды взаимодействие генотип — среда играет существенную роль. Поэтому соотношение внутренних и внешних факторов развития, их взаимодействие (через функциональную деятельность организма) определяют собой в значительной степени и направление отбора. В этом теоретическая сторона и практическая значимость проблемы взаимодействия генотипа со средой для племенной работы с птицей, поскольку часто возникает необходимость завозить и размещать высокопродуктивные линии и кроссы птиц в новые для них, иногда неблагоприятные, условия, и тогда вопрос взаимодействия генотип — среда приобретает особенно важное значение.

Во всех случаях при изменении условий среды, в которых проходило онтогенетическое развитие организма, необходимо подходить с большой осторожностью. Ведь любое взаимодействие генотип — среда может разрушить достигнутое длительной селекцией улучшение продуктивных качеств особей линии или породы в целом, если их

представитель
по сравнению
В этой связи
любо соверше
скохозяйствен
Генофонд
дуктивных по
ресурсов их с
ных резервов
зданы линии
дуктивными к
основная прич
вариабельност
генных резерв
в сохранении
торая при исп
ния способна д
интенсивного
Основная
в свете современ
ки — создание
внешней среды
ды для генот
реализоваться

представителей перевести в несходные для них условия по сравнению с теми, в которых ранее проводился отбор. В этой связи особое значение приобретает изучение с целью совершенствования и расширения генофонда сельскохозяйственной птицы.

Генофонд — решающая основа выведения высокопродуктивных пород и линий птицы и источник генетических ресурсов их совершенствования. При использовании генных резервов и современных методов селекции были созданы линии и кроссы птицы, обладающие высокими продуктивными качествами. Однако интенсивная селекция — основная причина, вызывающая уменьшение генетической variability, а в некоторых случаях и сокращение генных резервов. В связи с этим возникла необходимость в сохранении и совершенствовании генофонда птицы, которая при использовании современных методов разведения способна давать хорошую продуктивность в условиях интенсивного птицеводства.

Основная задача племенной работы в птицеводстве в свете современных достижений популяционной генетики — создание генотипов для определенных условий внешней среды и соответствующих условий внешней среды для генотипов, при которых наиболее полно будут реализоваться генетические свойства организмов.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

СВЯЗЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Занимаясь изучением закономерностей генетических процессов (особенно наследственности и изменчивости) в популяции животных, популяционная генетика позволяет лучше понять сущность биологических процессов, происходящих при разведении по линиям, скрещивании или при разных методах отбора и подбора.

Раскрытие материальной сущности основных проявлений жизнедеятельности клетки и наследственности позволило установить, что новые наследственные изменения возникают вследствие химических преобразований молекул ДНК.

Использование математических методов оценки степени изменчивости селекционируемых признаков с разложением общей изменчивости на изменчивость, обусловленную наследственными факторами (генотипическую), или на изменчивость, обусловленную факторами внешней среды (паратипическую), и определение достоверности различий проявления селекционируемого признака у сравниваемых между собой групп птиц или отдельных индивидуумов позволили совершенно по-новому подойти к оценке сравнительной эффективности различных методов отбора и подбора особей и целесообразности их применения в племенном птицеводстве.

Устранение противоречий между практикой и теорией селекции дало возможность решить ряд важных проблем в птицеводстве. Это относится и к вопросу о структуре популяции.

Установлено, что современные высокопродуктивные линии и кроссы кур, индеек, уток и других видов птиц — сложные полигетерозиготные формы, а это значит, что направленный отбор не снижает, ■ скорее, по-

вышает их гетерозиготность. Это еще раз подтверждает высказывание Д. А. Кисловского о том, что от беспородного массива порода отличается отнюдь не большей степенью гомозиготности, а тем, что генотипы внутри породы приведены в определенную систему. Эта система поддерживается в состоянии неустойчивого равновесия подбором, способствующим получению определенных желательных генотипов и накоплению известного генетического сходства внутри породы, и постоянным отбором, браковкой всех нежелательных комбинаций. Такое генетическое строение популяций сельскохозяйственных птиц находится в тесной связи с довольно частыми случаями хорошей приспособляемости их к различным условиям внешней среды.

В качестве примера можно привести кур породы белый леггорн, которые акклиматизировались и получили распространение во всех частях земного шара.

Особь таких популяций, имея полигетерозиготное строение генотипа при скрещивании, дают сложное полигибридное расщепление, причем большинство потомков первого поколения имеет признаки более или менее промежуточного характера. Следует, однако, отметить, что относительно промежуточные по генотипу особи в силу явлений доминирования и взаимодействия генов далеко не всегда имеют и промежуточный фенотип. Нередко появляются особи с совершенно новыми фенотипами. С этой точки зрения открываются большие возможности получения новых комбинаций, а следовательно и генотипов, для выведения новых пород и линий сельскохозяйственных птиц.

В свете современных генетических представлений требуется иной подход к проблеме применения инбридинга. Анализ генетического действия различных степеней инбридинга показал, что между тесным и умеренным инбридингом имеется принципиальная разница. Тесный инбридинг приводит к быстрому возрастанию гомозиготности, умеренный инбридинг повышает гомозиготность в незначительной степени. В то же время умеренный инбридинг приводит к накоплению у потомков генетического сходства с тем родоначальником, на которого ведется селекция. При тесном инбридинге в генотипе потомства повторяются гены, имеющиеся у родоначальника, но в гомозиготных комбинациях, а при умеренном получаются как гомозиготные, так и гетерозиготные комбина-

ции генотипа предка. Между тем изучение генотипов инбредных особей показывает, что они гетерозиготны по большому числу генов.

Следовательно, тесный инбридинг не может служить методом для повторения исходного гетерозиготного генотипа предка. В связи с этим, по-видимому, тесный инбридинг и не нашел массового применения в птицеводстве. Однако несомненно, что умеренный инбридинг играет выдающуюся роль в совершенствовании существующих и создании новых, высокопродуктивных пород, линий и кроссов птиц. Тесный инбридинг хотя иногда и применяется, но, как правило, в немногих поколениях. Инбридинг типа полубрат с полусестрой, примененный в одном поколении, дает повышение гомозиготности в сравнении с исходной формой на 12,5%. При этом нарастание генетического сходства с предком, на которого ведется инбридинг, происходит в 2 раза быстрее. Это очень важно для племенного дела, так как при сложногогетерозиготном строении генотипа особей большинство возникающих в потомстве генетических комбинаций приближается к некоторому среднему уровню и лишь единицы имеют новые, желательные для селекционера свойства. Поэтому понятно, что, получив ценные и редкие генетические комбинации у отдельных особей, важно не потерять их в последующих поколениях, не дать им элиминировать, а по возможности в процессе селекции усилить и закрепить в потомстве.

Умеренный инбридинг позволяет также расчленить породу на ряд неродственных между собой и более или менее качественно различных групп-линий, внутри которых поддерживается высокое генетическое сходство с выдающимся в племенном отношении родоначальником и в силу этого — относительная генетическая однородность.

Необходимо иметь в виду, что расчленение породы на линии не самоцель, а средство создать консолидированный материал для получения впоследствии при скрещивании новых ценных комбинаций. Это достигается использованием специально разработанных методов селекции на гетерозис, в основе которых лежит благоприятное сочетание (комбинационная способность) скрещиваемых родительских пар. Поскольку внутри линий имеется относительно высокое генетическое сходство, то найденные удачные сочетания в испытательных скрещи-

ваниях оказываются удачными для линии в целом, что
намного упрощает программу селекции.

Таким образом, метод разведения по линиям позво-
ляет использовать однажды полученную ценную генети-
ческую комбинацию для создания более или менее одно-
родных групп без значительного увеличения гомозигот-
ности и явления инбредной депрессии. Поскольку при
этом получают сходные, но не тождественные геноти-
пы, то линия не является чем-то постоянным, механичес-
ки повторяющимся.

В пределах линии путем отбора и однородного подбо-
ра особей можно вести улучшение ценных качеств по ос-
новным экономически важным признакам ■ сочетании с
хорошей приспособляемостью к условиям современного
интенсивного птицеводства.

Введение в программу отбора каждого дополнитель-
ного признака ограничивает возможности селекции по ве-
дущим хозяйственно-полезным признакам и, следова-
тельно, снижает эффективность племенной работы.

Однако часто недостаточное знание роли второсте-
пенных признаков приводит к некоторым отрицательным
последствиям в отношении жизнеспособности, плодови-
тости или продуктивности особи. Это связано с тем, что
даже незначительные, казалось бы, морфологические
признаки могут коррелировать с очень важными физио-
логическими особенностями организма. Так, у белых ви-
андотов розовидный гребень считается породным при-
знаком, но, несмотря на это, некоторое число цыплят вы-
водится с листовидным гребнем. В этом явлении кажется
нет ничего странного — простой или листовидный гре-
бень будет у белых виандотов. Однако уже давно было
замечено, что у кур этой породы по сравнению с курами
других пород несколько понижена выводимость яиц. Ге-
нетический анализ показал, что куры виандот, гомози-
готные по гену розовидного гребня, имеют пониженную
жизнеспособность и выводимость.

К отрицательным последствиям иногда может вести
и селекция по признакам, имеющим важное экономиче-
ское значение, если она носит односторонний характер и
проводится без учета того, что действие многих генов
плейотропно, то есть затрагивает различные стороны
функциональной деятельности организма, и что гены мо-
гут быть сцеплены, вследствие чего отбор по селекционн-
руемому признаку может привести одновременно к сни-

жению жизнеспособности, плодовитости и других признаков. Установление плеiotропного действия ряда генов у сельскохозяйственных птиц — существенный вклад в практику селекции. На основании плеiotропного эффекта не одного, а многих генов, составляющих генные системы, создаются генетические корреляции. В зависимости от генотипов особей, подбора спариваемых пар происходит изменение величины генетической корреляции между признаками. Поэтому при наличии фенотипических корреляций между признаками в практике селекции необходимо всегда определять характер этих связей.

Развитие иммуногенетических методов исследований в генетике позволило установить, что некоторые антигенные свойства крови зависят часто от действия одного-двух генов. У кур определены серии множественных аллелей группы В. Оказалось, что гетерозиготные формы по некоторым генам имеют более высокие показатели продуктивности и жизнеспособности, чем гомозиготные. Эта закономерность используется при получении гибридной птицы с высокими продуктивными качествами.

Важное значение для практики птицеводства получило открытие наследования доминантных и рецессивных генов, что легло в основу создания мини-кур. Карликовость — рецессивный признак, зависящий от действия одного гена.

Особый интерес вызывает использование карликовых кур яичного направления продуктивности, а также карликовых материнских линий при производстве бройлеров. По сообщению венгерских ученых от карликовых кур породы плимутрок линии «Ведетта-15» за 72 недели жизни можно получить 156—170 яиц или 115—120 суточных бройлеров. В 8-недельном возрасте средняя живая масса бройлеров составляет 1430 г. Тушки отличаются повышенной мясностью и хорошими вкусовыми качествами. В Японии ученые пришли к выводу, что с экономической точки зрения карликовые куры мясного направления более выгодны, чем нормальные. По их данным, отношение продуктивности карликовых кур к продуктивности нормальных составляет: по живой массе взрослой птицы — 77%, суточному потреблению корма — 74, массе яиц в 150-дневном возрасте — 95, половой зрелости — 100, сохранению молодняка 105, сохранению взрослой птицы — 104 и по расходу корма на одно яйцо — 82%.

При
вания но
ниш), но
генотип
тели, как
Живая м
Dw была
1897 и 15

Эти да
ские фор
ний зоот
чество бр

В На
ституте п
мини-кур
1,25 и 1,1
По данны
вила 1,23-
яйценоско
при выра
ляет 22—
лей гена
выводимо
ных кур
сокой ма
хами кор
сой в 8 не

Разли
лей гена
бройлерн
состояни
от мини-к

В нас
грамме с
продукто
признака
ной оцен
рактариз
са птицы

Пробл
путем да
линии и
яичной п
казателя

При производстве бройлеров, полученных от скрещивания нормальных по живой массе петухов (порода корниш), нормальных (генотип Dw) и карликовых (dw) кур, генотип матерей не оказывает влияния на такие показатели, как живая масса, конверсия корма, убойный выход. Живая масса петушков и курочек от матерей с генотипом Dw была равна 1992 и 1547 г и от карликовых (dw) — 1897 и 1559 г.

Эти данные указывают на то, что введение в материнские формы гена карликовости dw не вызывает снижения зоотехнических показателей, характеризующих качество бройлеров.

В Научно-исследовательском и технологическом институте птицеводства ■ Загорске созданы яичные линии мини-кур В11, В22 и В33 с низкой живой массой — 1,35, 1,25 и 1,18 кг и высокой массой яиц — 59, 59,5 и 58,5 г. По данным за 1977 г., живая масса кур этих линий составила 1,23—1,34 кг, а масса яиц — 60,3—61,3 г при годовой яйценоскости на несушку 195—205 яиц. Экономия корма при выращивании молодняка ■ содержании кур составляет 22—27%. Созданы популяции мясных кур — носителей гена карликовости с яйценоскостью 190—195 яиц, выводимостью 80—83%. В отличие от зарубежных данных куры селекции этого института характеризуются высокой массой яиц — 62—63 г. При скрещивании с петухами корниш получают бройлеров со средней живой массой в 8 недель 1,5 кг.

Различия в живой массе бройлеров от кур — носителей гена карликовости и от кур лучших нормальных бройлерных кроссов составляют 20—60 г, но из-за низкой себестоимости суточных цыплят производство бройлеров от мини-кур экономически выгоднее.

В настоящее время значительное место в общей программе селекции занимают вопросы повышения качества продуктов птицеводства. Для отбора по качественным признакам разработаны специальные методы объективной оценки важнейших качественных показателей, характеризующих пищевую и товарную ценность яиц и мяса птицы.

Проблема качества продуктов птицеводства решается путем дальнейшего углубления специализации, создания линии и кроссов птицы, обладающей высокой мясной и яичной продуктивностью при хороших качественных показателях. Такой подход позволяет резко улучшить и

экономические показатели производства продуктов птицеводства.

Повышение или изменение характера продуктивности птицы методами селекции базируется в конечном счете на выведении особей, способных поедать большое количество кормов или обладающих способностью лучше усваивать питательные вещества, а также на выведении особей с таким изменением обмена веществ, которое влечет за собой перестройку использования усвоенных питательных веществ. Нередко изменение продуктивных качеств индивидуумов — результат взаимодействия всех трех этих факторов. Следовательно, путем селекции обмен веществ может быть еще более дифференцирован, например, в отношении образования составных частей яйца определенного химического состава или различного процентного соотношения плотного и жидкого белка.

Таким образом, на основании проведенной селекции в условиях интенсивного содержания и кормления были созданы линии и кроссы кур, индеек, уток, которые при высоких продуктивных качествах хорошо оплачивали корм продукцией. Это еще раз подтверждает наличие тесного взаимодействия генотип — среда, когда под влиянием селекции на развитие определенного признака происходили генетические изменения, обуславливающие то или иное изменение обмена веществ. Не исключена возможность, что селекция на повышение продуктивности могла вести к отбору на лучшую усвояемость питательных веществ корма. Поэтому не удивительно, что в последнее время разработаны специальные методы селекции на эффективное использование птицей корма. Работа эта проводится во многих странах и с большим успехом. Следует отметить, что селекцию на высокую оплату корма продукцией надо проводить, строго учитывая специфику местных природных и экономических условий.

В заключение можно отметить, что союз популяционной генетики и селекции создает необходимые условия для направленного изменения всех видов птиц в соответствии с теми условиями среды и требованиями к уровню продуктивности, которые позволят обеспечить возросшие потребности населения в ценных продуктах питания — птичьим мясе и яйцах. Вместе с тем нужно отметить о необходимости расширения исследований по разработке генетических систем для прогнозирования эффекта гете-

розиса — одного из эффективных методов повышения продуктивности животных. Следовательно, раскрытие сущности, обеспечивающей общую жизнедеятельность клетки, и явление наследственности позволят решить проблему управления ими. В этом главная задача генетики и селекции.

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ СЕЛЕКЦИИ МЕТОДОМ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

В настоящее время в достаточной мере разработан вопрос о влиянии числа потомков на точность оценки племенных качеств производителей. Установлено, что с увеличением числа потомков точность оценки производителя возрастает. Но какое бы число потомков ни было у производителя, эффективность его оценки может быть наиболее значительной только ■ определенных условиях кормления и содержания и при ограниченном числе селекционируемых признаков. Поэтому, прежде чем начинать оценку племенных качеств производителей, селекционер должен составить план селекционной работы и определить число и стандарт признаков, по которым будут осуществляться отбор и оценка этих особей.

Стандарт определяется исходя из направления продуктивности линии или кросса птицы и условий кормления и содержания. При этом не обязательно, чтобы максимальные показатели признака считались как стандарт для данной группы птиц на исходный период времени. Получив такие показатели, можно решать вопрос о поддержании их на достигнутом уровне или о дальнейшем повышении.

Наиболее эффективные методы селекции выбирают на основе вычислений основных генетических параметров, характеризующих генетическую структуру популяции. К таким параметрам относится средняя арифметическая селекционируемого признака по годам. По ней можно сделать выводы об уровне продуктивности стада и условиях кормления и содержания по годам. Другое и необходимое условие для проведения селекции — наличие в стаде фенотипического разнообразия, показателем которого служит среднее квадратическое отклонение. Высокое фенотипическое разнообразие говорит о больших возможностях для внутрилинейной селекции. Однако это еще не значит, что отбор будет эффективным, так как

неизвестно, какими причинами обусловлено это разнообразие. Следовательно, для прогнозирования эффективности селекции необходимо определить долю генетического разнообразия в общем фенотипическом, то есть вычислить коэффициенты наследуемости и повторяемости. Высокие значения коэффициентов наследуемости и повторяемости указывают на генетическое разнообразие и на возможность эффективной селекции. Для окончательного суждения о генетическом строении популяции вычисляют коэффициенты корреляции и регрессии между смежными поколениями. При этом используют материал, полученный по всей селекционируемой группе птиц. На основании проведенного анализа определяют комплекс селекционируемых признаков и методы отбора, которыми будут пользоваться для поддержания на данном уровне значения одних признаков или повышения других. Что касается выбора генетико-математических методов, то здесь необходимо подходить индивидуально в каждом конкретном случае, исходя из генетического строения популяции и условий, в которых она находится.

Значения

у	0,05
1	12,7
2	4,3
3	3,2
4	2,8
5	2,6
6	2,4
7	2,4
8	2,3
9	2,3
10	2,2
11	2,2
12	2,2
13	2,2

Достоверно

Числ

0,10—0,11
0,12—0,13
0,14—0,15
0,16—0,17
0,18—0,19
0,20—0,21
0,22—0,23
0,24—0,25
0,26—0,27
0,28—0,29
0,30—0,31
0,32—0,33
0,34—0,35

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Значения критерия Стьюдента (t) для трех степеней свободы (ν)

ν	0,05	0,01	0,001	ν	0,05	0,01	0,001
1	12,7	63,7	637,0	14—15	2,1	3,0	4,1
2	4,3	9,9	31,6	16—17	2,1	2,9	4,0
3	3,2	5,8	12,9	18—20	2,1	2,9	3,9
4	2,8	4,6	8,6	21—24	2,1	2,8	3,8
5	2,6	4,0	6,9	24—25	2,1	2,8	3,7
6	2,4	3,7	6,0	29—30	2,0	2,8	3,7
7	2,4	3,5	5,3	32—34	2,0	2,7	3,7
8	2,3	3,4	5,0	35—42	2,0	2,7	3,6
9	2,3	3,3	4,8	43—62	2,0	2,7	3,5
10	2,2	3,2	4,6	63—175	2,0	2,6	3,4
11	2,2	3,1	4,4	176 ■ больше	2,0	2,6	3,3
12	2,2	3,1	4,3				
13	2,2	3,0	4,1				

Приложение 2

Достоверность коэффициента корреляции для $N=n-2$ степеней свободы

Число пар значений				Число пар значений			
r	0,05	0,01	0,001	r	0,05	0,01	0,001
0,10—0,11	350	604	988	0,36—0,37	29	48	77
0,12—0,13	247	427	697	0,38—0,39	27	43	69
0,14—0,15	183	316	515	0,40—0,43	22	37	59
0,16—0,17	142	243	397	0,44—0,46	19	32	49
0,18—0,19	113	193	314	0,47—0,50	17	27	42
0,20—0,21	92	157	256	0,51—0,54	14	22	35
0,22—0,23	76	130	206	0,55—0,58	12	19	30
0,24—0,25	65	109	177	0,59—0,64	10	16	24
0,26—0,27	55	93	151	0,65—0,68	9	13	20
0,28—0,29	49	80	130	0,69—0,72	8	11	17
0,30—0,31	42	70	113	0,73—0,78	7	10	14
0,32—0,33	37	61	99	0,79—0,84	6	8	11
0,34—0,35	33	54	87	0,85—0,90	5	7	9

Приложение 3

Таблица интенсивности отбора (i) и доли отбираемых особей (p) для разных значений величин отсекаемой абсциссы (t)

p	t	i	p	t	i
1,00			0,55	-0,13	0,7193
0,99	-2,33	0,0267	0,54	-0,10	0,7352
0,98	-2,05	0,0498	0,53	-0,08	0,7504
0,97	-1,88	0,0702	0,52	-0,05	0,7662
0,96	-1,75	0,0899	0,51	-0,03	0,7819
0,95	-1,64	0,1094	0,50	-0,00	0,7978
0,94	-1,55	0,1276	0,49	0,03	0,8139
0,93	-1,48	0,1434	0,48	0,05	0,8300
0,92	-1,41	0,1604	0,47	0,08	0,8462
0,91	-1,34	0,1787	0,46	0,10	0,8630
0,90	-1,28	0,1954	0,45	0,13	0,8791
0,89	-1,23	0,2103	0,44	0,15	0,8966
0,88	-1,18	0,2260	0,43	0,18	0,9128
0,87	-1,13	0,2422	0,42	0,20	0,9310
0,86	-1,08	0,2227	0,41	0,23	0,9476
0,85	-1,04	0,2732	0,40	0,25	0,9667
0,84	-0,99	0,2444	0,39	0,28	0,9836
0,83	-0,95	0,3061	0,38	0,31	1,0005
0,82	-0,92	0,3187	0,37	0,33	1,0210
0,81	-0,88	0,3344	0,36	0,36	1,0386
0,80	-0,84	0,3504	0,35	0,39	1,0563
0,79	-0,81	0,3737	0,34	0,41	1,0788
0,78	-0,77	0,3803	0,33	0,44	1,0973
0,77	-0,74	0,3940	0,32	0,47	1,1163
0,76	-0,71	0,4080	0,31	0,50	1,1358
0,75	-0,67	0,4249	0,30	0,52	1,1617
0,74	-0,64	0,4393	0,29	0,55	1,1824
0,73	-0,61	0,4537	0,28	0,58	1,2043
0,72	-0,58	0,4683	0,27	0,61	1,2267
0,71	-0,55	0,4830	0,26	0,64	1,2504
0,70	-0,52	0,4970	0,25	0,67	1,2748
0,69	-0,50	0,5103	0,24	0,71	1,2921
0,68	-0,47	0,5253	0,23	0,74	1,3191
0,67	-0,44	0,5404	0,22	0,77	1,3482
0,66	-0,41	0,5558	0,21	0,81	1,3686
0,65	-0,39	0,5688	0,20	0,84	1,4015
0,64	-0,36	0,5842	0,19	0,88	1,4258
0,63	-0,33	0,5996	0,18	0,92	1,4516
0,62	-0,31	0,6132	0,17	0,95	1,4947
0,61	-0,28	0,6288	0,16	0,99	1,5275
0,60	-0,25	0,6445	0,15	1,04	1,5486
0,59	-0,23	0,6585	0,14	1,08	1,5907
0,58	-0,20	0,6741	0,13	1,13	1,6208
0,57	-0,18	0,6885	0,12	1,18	1,6775
0,56	-0,15	0,7045	0,11	1,23	1,7018

0,10
0,09
0,08
0,07
0,06

Теоретическ
ве

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25

Приложение

Р	t	i	Р	t	i
0,10	1,28	1,7590	0,05	1,64	2,0800
0,09	1,34	1,8060	0,04	1,75	2,1575
0,08	1,41	1,8450	0,03	1,88	2,2700
0,07	1,48	1,9050	0,02	2,05	2,4400
0,06	1,55	2,0000	0,01	2,33	2,6400

Приложение 4

Теоретические значения критерия χ^2 (хи-квадрат) для трех степеней вероятности при разном числе степеней свободы (ν)

ν	0,05	0,01	0,001	ν	0,05	0,01	0,001
1	3,8	6,6	10,8	26	38,9	45,6	54,1
2	6,0	9,2	13,8	27	40,1	47,0	55,5
3	8,8	11,3	16,3	28	41,3	48,3	56,9
4	9,5	13,3	18,5	29	42,6	49,6	58,3
5	11,1	15,1	20,5	30	43,8	50,9	59,7
6	12,6	16,8	22,5	32	46,2	53,5	62,4
7	14,1	18,5	24,3	34	48,6	56,0	65,2
8	15,5	20,1	26,1	36	51,0	58,6	67,9
9	16,9	21,7	27,9	38	53,4	61,1	70,7
10	18,3	23,2	29,6	40	55,8	63,7	73,4
11	19,7	24,7	31,3	42	58,1	66,2	76,1
12	21,0	26,2	32,9	44	60,5	68,7	78,7
13	22,4	27,7	34,5	46	62,8	71,2	81,4
14	23,7	29,1	36,1	48	65,2	73,7	84,0
15	25,0	30,6	37,7	50	67,5	76,2	86,7
16	26,3	32,0	39,3	55	73,3	82,3	93,2
17	27,6	33,4	40,8	60	79,1	88,4	99,6
18	28,9	34,8	42,3	65	84,8	94,4	106,0
19	30,1	36,2	43,8	70	90,5	100,4	112,3
20	31,4	37,6	45,3	75	96,2	106,4	118,5
21	32,7	38,9	46,8	80	101,9	112,3	124,8
22	33,9	40,3	48,3	85	107,5	118,2	131,0
23	35,2	41,6	49,7	90	113,1	124,1	137,1
24	36,4	43,0	51,2	95	118,7	130,0	143,3
25	37,7	44,3	52,6	100	124,3	135,8	149,4

ПРИМЕНЯЕМЫЕ СИМВОЛЫ

- p, q — частоты генов
 n — объем выборки, число дат в группе
 N — объем генеральной совокупности
 x или y — варьирующий признак
 $x_1, x_2, x_3 \dots x_i \dots x_n$ — значение варьирующего признака, при этом n означает число всех случаев
 μ — средняя арифметическая (генеральная)
 \bar{x} — средняя арифметическая выборочная
 Mo — мода
 Me — медиана
 x_{Mo} — значение варьирующего признака, соответствующее началу модального класса
 x_{Me} — начало класса, в котором находится значение медианы
 l — число классов, градаций
 k — величина классового промежутка
 f — число вариантов в классе (частота дат)
 A — условная средняя
 a — отклонение порядкового номера каждого класса от класса, в котором находится условная средняя
 Σ — знак суммы
 σ — среднее квадратическое отклонение
 S — дисперсия, или сумма квадратов центральных отклонений
 Δ, d — знаки разности
 C_v — коэффициент изменчивости
 r — коэффициент фенотипической корреляции
 R_{xy}, R_{yx} — коэффициент регрессии
 r_{xy}, r_{yx} — коэффициенты фенотипической корреляции между одним признаком дочерей и другим признаком матерей
 r_{xx}, r_{yy} — коэффициенты фенотипической корреляции между одними и теми же признаками матерей и дочерей
 r_y — коэффициент генетической корреляции
 ν — число степеней свободы
 t — критерий достоверности Стьюдента
 F — критерий достоверности Фишера

- P_1, P_2, P_3 — вероятность достоверного различия раз-
 образия
 Φ — показатель «фи»
 Z — показатель «зет»
 x, A, B ■ др. — учтенные воздействующие факторы
 x, C_x, C_e — частные дисперсии
 $C_{\text{■}}$ — общая дисперсия
 r_{ω} — показатель силы влияния факторов
 ms — средний квадрат
 χ^2 (хи-квадрат) — критерий достоверности расхождения рас-
 пределений
 h — коэффициент корреляции между генотипом
 и фенотипом (коэффициент пути)
 h^2 — коэффициент наследуемости
 c^2h^2 — коэффициент наследуемости в узком смы-
 ле слова
 $\sigma_{\text{■}}^2$ — генотипическая изменчивость
 $\sigma_{\text{■}}^2$ — паратипическая изменчивость
 n_o — средневзвешенное число потомства, прихо-
 дящееся на мать
 $(mn)_o$ — средневзвешенное число потомства, прихо-
 дящееся на отца
 $\sigma_{\text{■}}^2, \sigma_{\text{■}}^2, \sigma_{\text{■}}^2$ — факториальные варианты
 $\sigma_{\text{■}}$ — общая вариация
 SD — селекционный дифференциал
 SE — селекционный эффект
 GI — интервал между поколениями
 i — интенсивность селекции
 s — коэффициент отбора
 S_q — сумма квадратов по общей комбинацион-
 ной способности
 S_s — сумма квадратов по специфической комби-
 национной способности
 S_r — сумма квадратов по реципрокным эффек-
 там
 S_e — сумма квадратов по неучтенным факторам
 M_q — средние квадраты по общей комбинацион-
 ной способности
 M_s — средние квадраты по специфической комби-
 национной способности
 M_r — средние квадраты по реципрокным эффек-
 там
 M'_e — средние квадраты по неучтенным факторам
 Λ — эффекты общей комбинационной способ-
 ности
 Λ — эффекты по специфической комбинацион-
 ной способности
 Λ — реципрокные эффекты
 Y — пробит

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

- Альтшулер В. Е., Поляков А. Н. Основы генетики. М., «Колос», 1969.
- Басовский Н. З. Применение счетных машин в племенной работе. М., «Колос», 1970.
- Брюбейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. М., «Колос», 1966.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., «Наука», 1967.
- Генетические основы селекции животных (под ред. Н. П. Дубинина). М., «Наука», 1969.
- Гофман-Кадошников П. Б., Ларцева С. Х. Руководство к практическим занятиям по генетике. М., «Колос», 1975.
- Иванова О. А., Кравченко Н. А. Генетика. М., «Колос», 1967.
- Иоганссон И., Рендель Я., Граверт О. Генетика и разведение домашних животных. М., «Колос», 1970.
- Коваленко В. П. Электронные помощники селекционера. Киев, «Урожай», 1976.
- Разведение, содержание и кормление птицы (под ред. Копыловской Г. Я., Пигарева Н. В.). М., «Колос», 1972.
- Кушнер Х. Ф. Скрещивание в животноводстве (проблемы гетерозиса). АН СССР, 1958.
- Кушнер Х. Ф. Проблемы гетерозиса в животноводстве. М., ВИНТИСХ, 1969.
- Лобашов М. Е. Генетика ЛГУ, 1967.
- Меркурьева Е. К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М., «Колос», 1970.
- Мюнтцинг А. Генетика. М., «Мир», 1967.
- Никоро З. С., Стакан Г. А., Харитонов З. Н. и др. Теоретические основы селекции животных. М., «Колос», 1968.
- Плохинский Н. А. Руководство по биометрии для зоотехников. М., «Колос», 1969.
- Поляничкин А. А. Определение племенной ценности петухов по их препотентности. — «Доклады ТСХА», М., 1975, вып. 205.
- Поляничкин А. А. Комбинационная способность различных генотипов кур при диаллельном скрещивании. — «Сельскохозяйственная биология», 1978, т. XIII, № 6.
- Савченко В. К. Оценка общей и специфической комбинационной способности полиплоидных форм в системе диаллельных скрещиваний. — «Генетика», 1966, № 1.

Серебровский
«Колос», 1969.
Серебровский
Шникур М.
Сергеев В. А.
оценки комб
дельных скр
1972, т. VI, 1.
Сергеев В. А.
ционная спос
ваниях. — «В
Турбин Н. В.
тельная олен
ний. — «Генет
Шилер Р., В
стве. М., «Ко
Шмидт И. Ди
испытания пр
Сельхозгиз, 1
Шталь В., Ра
генетика для
Cock G. Segre
of chicken. Po
East E. M. Inb
1908, 419.
Eisen E. J. e
performance
Eisen E. J. e
inbred lines i
Griffing B.
in relation to
9, 463—493.
Green J. M.
performance
1948, 40.
Hauman B. J.
metrics., 195
Henderson
30.
Henderson
nents. Biome
Hill J. F. an
tiong combin
Sci., 1958, vo
Jones D. F.
for heterosis
Jenkins M.
maise crossb
Kempthorne
41, 451—459
Lush J. T. Th
Redman C. E
meters utili
vol. 40, 6.

- Серебровский А. С. Селекция животных и растений. М., «Колос», 1969.
- Серебровский А. С. Избранные труды по генетике и селекции кур. М., «Наука», 1976.
- Сергеев В. А., Сергеева В. Д., Голосова Э. Н. Метод оценки комбинационной способности линий кур на основе диаллельных скрещиваний. — «Генетика», Киев, «Наукова думка», 1972, т. VI, 1.
- Сергеев В. А., Сергеева В. Д., Бойко Э. Н. Комбинационная способность мясных линий кур в диаллельных скрещиваниях. — «Вестник сельскохозяйственной науки», 1974, 8.
- Турбин Н. В., Тарутин Л. А., Хотылева Л. В. Сравнительная оценка методов комбинационной способности у растений. — «Генетика», 1966, 8.
- Шилер Р., Вахал Я., Винш Я. Математика в животноводстве. М., «Колос», 1971.
- Шмидт И. Диаллельные скрещивания у кур. — В сб.: Методы испытания производителей сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1935.
- Шталь В., Раш Д., Шилер Р., Вахал Я. Популяционная генетика для животноводов-селекционеров. М., «Колос», 1973.
- Cock G. Segregation of hypostatic colour genes with inbred lines of chicken. Poultry Sci. 1956, 35, 3.
- East E. M. Inbreeding in corn Repl. Conn. Agr. Exp. Stat. for 1907, 1908, 419.
- Eisen E. J. et al. Prediction of topcross performance from inbred performance in poultry. Poultry Sci., 1967, 46, 1.
- Eisen E. J. et al. Genetic combining ability of light and heavy inbred lines in single of poultry. Genetics. 1967, 55, 1.
- Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing Systems Austr. J. Biol. Sci., 1956, 9, 463—493.
- Green J. M. Relation value of two testers for estimating top cross performance in segregating maize progenies. J. Amer. Soc. Agron., 1948, 40.
- Hayman B. J. The analysis of variance of diallel crosses. Biometrics., 1954, 10, 235—244.
- Henderson E. W. Michigan Agr. Exp. Stat. Quart. Bull., 1948, 30.
- Henderson E. W. Estimation of variance and covariance components. Biometrics, 1953, 10, 226—252.
- Hill J. F. and Nordskog A. W. Heterosis in poultry. Prediction combining ability of performance in the crossbred fowl. Poult. Sci., 1958, vol. 37, 5.
- Jones D. F. Dominance of linked factors as a mean of accounting for heterosis. Genetics, 1917, 2, 466.
- Jenkins M. T., Brunson A. M. Methods of testing inbred of maize crossbred combination. J. Amer., 1932, 24, 523—530.
- Kempthorne O. The theory of the diallel cross. Genetics., 1956, 41, 451—459.
- Lush J. T. The genetic of populations Amer. Jowa, 1948.
- Redman C. E., Shoffner K. N. Estimate of egg quality parameters utilizing a poliallel crossing system. Poul. Sci., 1961, vol. 40, 6.

- Rojas B. A. Analysis of a group of experiment on combining ability in corn. M. S. Thesis, Amer. Iowa Sta. Cokk, 1951.
- Rojas B. A., Sprague G. F. A comparison of variance components in corn yield trials. 3. General and specific combining ability and their interaction with locations and years. Agron. J., 1952. 44, 462.
- Sprague G. F., Tatum L. A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. J. Amer. Soc. Agr., 1942, 34.
- Shull G. H. The composition of a field of maize. Rept. Amer. Breeders Assoc., 1908, 4, 296.
- Wearden S. D., Tindell D., Craig J. V. Use of a full diallel cross to estimate general and specific combining ability in chickens. Poul. Sci., 1965, vol. 44, 4, 1043—1053.
- Wright S. System of mating. Genetics. 1921, 6, 111.
- Wright S. The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. 3. Crosses between highly inbred families. US Dept. of Agriculture, Bulletin, 1922, 1121.

Предисло

ОСН

Биномина
Нормаль
Средняя
Мода
Медиана
Лимиты
Среднее
Биологиче
Природа
Комбина
Корреля
Модифи
Мутаци
Методы из
Коэффици
Совместна
Коэффици
Коэффици
борок
Коэффици
борок (к
Частные
Генетичес
Регрессия
Принципы
Ошибки
Сравнение
Оценка то
Основы дис
Типы дисп
Способы у
Анализ од
Сравнен
Дву

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
ОСНОВЫ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИИ . .	5
Биноминальное распределение	6
Нормальное распределение	8
Средняя арифметическая	10
Мода	13
Медиана	14
Лимиты	16
Среднее квадратическое отклонение	18
Биологическая изменчивость	22
Природа биологической изменчивости	22
Комбинационная изменчивость	23
Корреляционная изменчивость	23
Модификационная изменчивость	24
Мутационная изменчивость	25
Методы изучения изменчивости	27
Коэффициент вариации	29
Совместная изменчивость между признаками	30
Коэффициент корреляции	31
Коэффициент фенотипической корреляции для малых вы- борок	31
Коэффициент фенотипической корреляции для больших вы- борок (корреляционная решетка)	33
Частные коэффициенты корреляции	36
Генетические корреляции	37
Регрессия. Коэффициент регрессии	39
Принципы оценки точности статистических величин	40
Ошибка средней	40
Сравнение средних величин	42
Оценка точности коэффициента корреляции ■ регрессии	44
Основы дисперсионного анализа	45
Типы дисперсионных комплексов	47
Способы уменьшения объема вычислительных работ	49
Анализ однофакторных дисперсионных комплексов	50
Сравнение частных средних дисперсионного комплекса	55
Двухфакторный дисперсионный анализ	56

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДОВАНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННО-ПОЛЕЗНЫХ ПРИЗНАКОВ

Менделевские законы наследования	62
Доминантный и рецессивный признак	64
Моногибридное наследование	65
Дигибридное наследование	69
Тригибридное наследование	72
Примеры расщепления, отклоняющегося от нормального	73
Генетические факторы, определяющие наследование количественных признаков	76
Наследование количественных признаков, связанное с полимерными, или множественными, генами	76
Непрерывная изменчивость, определяемая полимерными генами	78
Различные случаи полимерии	80
Наследование признаков, сцепленных с полом	84
Ограниченные полом признаки	88
Генетическое равновесие популяции при свободном скрещивании и отсутствии отбора. Закон Харди—Вайнберга	89
Нарушение генетического равновесия популяции, вызываемое отбором, мутациями и отклонениями от панмиксии	94
Определение генных частот	96
Способы выражения и определения наследуемости	98
Дисперсионный анализ наследуемости	101
Вычисление коэффициента наследуемости по иерархическому комплексу по сумме квадратов	104
Вычисление показателя наследуемости по иерархическому комплексу с разложением среднего квадрата	109
Связь между показателем наследуемости и генетической и фенотипической корреляциями	112
Повторяемость. Оценка коэффициента повторяемости	113
Влияние коэффициента наследуемости на интенсивность отбора	116
ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС	119
Теоретические основы инбредной депрессии	119
Влияние инбридинга и скрещивания на генотип потомства	121
Возрастание гомозиготности при инбридинге	123
Определение коэффициента инбридинга	125
Определение коэффициента генетического сходства	127
Гибридная мощность	129
Теоретическое объяснение эффекта гетерозиса	131
Теория доминантности	132
Теория облигатной гетерозиготности	134
Теория сверхдоминирования, или моногибридного гетерозиса	135
Эугетерозис, или истинный гетерозис. Избыточный гетерозис	138
МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ НА ГЕТЕРОЗИС	140
Выведение инбредных линий	142
Топкросс	144
Периодическая селекция	146
Реципрокная периодическая селекция	147

МЕТОД
Генетическа
Оценка об
линий кур
Оценка к
правлени
Оценка к
правлени
Оценка об
дом топкр
ГЕНЕТ

Способы о
Методы от
Эффективн
дителей по
Оценка пр
Методы о
Племенная
Генетичес
Оценка п
РС

Взаимодейс
Приспособи
ней среды

Связь попу
Прогнозиро
онной генет
Приложени
Указатель

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ . . . 151

Генетическая сущность комбинационной способности . . . 151

Оценка общей и специфической комбинационной способности
линий кур в системе диаллельных скрещиваний . . . 153

Оценка комбинационной способности линий одинакового на-
правления селекции . . . 154

Оценка комбинационной способности линий кур разного на-
правления селекции . . . 177

Оценка общей комбинационной способности линии кур мето-
дом топкросса . . . 188

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛЕМЕННОЙ
ЦЕННОСТИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ . . . 193**

Способы определения племенной ценности . . . 193

Методы отбора производителей по фенотипу . . . 198

Эффективность методов оценки племенной ценности произво-
дителей по фенотипу родственников . . . 212

Оценка производителей по качеству потомства . . . 217

Методы оценки производителей по качеству потомства . . . 220

Племенная препотентность производителей . . . 232

Генетическая сущность препотентности . . . 233

Оценка препотентности производителей . . . 233

**РОЛЬ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОТОПА И СРЕДЫ
ДЛЯ ПРАКТИКИ ПТИЦЕВОДСТВА**

Взаимодействие генотип — среда у сельскохозяйственных птиц . . . 233

Приспособительные реакции организма птиц к факторам внеш-
ней среды . . . 245

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ . . . 252

Связь популяционной генетики и селекции . . . 252

Прогнозирование эффективности селекции методом популяци-
онной генетики . . . 259

Приложения . . . 261

Указатель литературы . . . 266

Анатолий Андреевич Поляничкин
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА В ПТИЦЕВОДСТВЕ

Редактор *В. М. Балакин*
Художник *Л. С. Кассис*
Художественный редактор *З. П. Зубрилина*
Технические редакторы *В. А. Боброва* и *Н. В. Новикова*
Корректор *А. И. Кудрявцева*

ИБ № 1641

Сдано в набор 08.10.79. Подписано к печати 13.05.80. Формат 84×108¹/₃₂.
Бумага тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ.
л. 14,28. Уч.-изд. л. 14,71. Изд. № 307. Тираж 4000 экз. Заказ № 978.
Цена 1 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 107807,
ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Белоцерковская книжная фабрика республиканского производственного
объединения «Поліграфкнига» Государственного комитета Украин-
ской ССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли,
256400, г. Белая Церковь, ул. Карла Маркса, 4.

ат 84x108 1/2.
ая. Усл. печ.
Заказ № 978.

лос», 107807,

изводственного
итета Украин-
ной торговли.

1 руб. 10 коп.



А. А. ПОЛЯНИЧКИН • ПОПУЛУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА В ПТИЦЕВОДСТВЕ